

INSECTES SOCIAUX

UNIVERSITY OF HAWAII
LIBRARY

JUL 27 '61

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



COMITÉ DE RÉDACTION

J. D. CARTHY, P. H. CHRISTENSEN, A. C. COLE,
K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ, C. JUCCI,
A. RAINIER, D. STEINBERG, T. UCHIDA

Volume VII - Juin 1960 - Numéro 2

MASSON & Cie ÉDITEURS - PARIS

PUBLICATION PÉRIODIQUE TRIMESTRIELLE.

INSECTES SOCIAUX

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

Publiée sous les auspices de

L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

COMITÉ DE RÉDACTION

- J. D. CATHY, Department of Zoology, Queen Mary College, Mile end Road, London E 1 (England).
- P. H. CHRISTENSEN, Universitetets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.
- A. C. COLE, Department of Zoology and Entomology University of Tennessee, Knoxville, Tennessee (U. S. A.).
- K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.
- P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e, France.
- C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.
- A. RAIGNIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.
- D. STEINBERG, Zoological Institute, Academy of Sciences of the U. S. S. R., Leningrad 164, U. S. S. R.
- T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.

PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1961

France et Communauté Française : **50 NF**

Étranger { Dollars U. S. A. : **14**
 { Francs Belges : **700**

Également payable au cours officiel
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Communauté Française : **45 NF**

Étranger { Dollars : **12.85**
 { Francs Belges : **642.50**

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.
b) Virement par banque sur compte étranger.
c) Mandat International.
d) C. C. P. Paris 599.

ADMINISTRATION

MASSON et C^{ie}, Éditeurs

120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

o o

SECRÉTAIRE

M. G. RICHARD

105, Boulevard Raspail, PARIS-VI^e

SUR LES POSSIBILITÉS D'ADAPTATION CHEZ LES INSECTES SOCIAUX ET SPÉCIALEMENT CHEZ L'ABEILLE

par

Rémy CHAUVIN

[Station de Recherches Apicoles, Bures-sur-Yvette (Seine-et-Oise).]

Parmi les possibilités d'adaptation des insectes sociaux, il faut noter la capacité de réparer les dommages, même graves, infligés au nid. J'ai recherché jusqu'où pouvait aller ce pouvoir de régulation, spécialement chez les abeilles ; mais je citerai aussi abondamment les recherches similaires de VUILLAUME (1960) sur les guêpes.

Les Abeilles en ruche horizontale.

Plusieurs expérimentateurs ont déjà songé à modifier la position des rayons. Dans l'ancienne apiculture à cadres fixes, c'était une pratique assez répandue de renverser la ruche sens dessus dessous dans le but de bloquer la ponte de la reine. Cet arrêt de ponte reste assez sujet à caution, mais il est bien certain que les abeilles ne souffraient guère du retournement et que la colonie continuait à mener une vie normale.

Les tentatives qui ont consisté à placer les rayons *horizontalement* ont été plus rares. Citons celles de SMITH (1959). Il remarque que la reine pond aussi bien sur la face supérieure que sur la face inférieure des rayons ; les soins aux larves se donnent également bien sur les deux faces. Toutefois on remarque quelques anomalies au moment de l'operculation. 10 à 50 p. 100 des cellules sur les faces inférieures montrent un opercule bombé ressemblant un peu à celui du mâle ; ces cellules contiennent une larve ou une nymphe de dimensions au-dessous de la normale. Les autres cellules, aussi bien sur la face inférieure que sur la supérieure, contiennent des larves et nymphes normales. Un tableau emprunté à SMITH donne quelque idée des anomalies constatées.

LARVES EN VOIE DE NYMPHOSE. JEUNES NYMPHES.

Position supérieure	150	133
Inférieure, normaux	148	131
Inférieure, bombés.....	96	105

Il a semblé à SMITH que beaucoup de larves de la face inférieure glissaient vers le bas, hors de la nourriture, et que les nourrices les operculaient hâtivement, sans achever la distribution de la quantité normale de nourriture.

J'ai placé également à l'horizontale une ruche DADANT de 10 cadres, en disposant au-dessous des cadres un treillis métallique à larges mailles qui empêchait les rayons de s'affaïsser. L'opération a eu lieu en mai-juin, au cours des années 1957 et 1959, et a duré quatre mois à chaque fois. A mon grand étonnement, je n'ai remarqué aucune perturbation de l'élevage, bien que certaines cellules anormales du type de celles remarquées par SMITH aient pu en effet être décelées à la face inférieure ; mais elles étaient loin d'être aussi nombreuses que dans les expériences de cet auteur puisque leur nombre n'atteignait que 5-10 p. 100 du total. Je n'ai pu remarquer aucune différence quantitative de *la ponte de la reine* entre les deux faces et non plus aucune différence dans *la quantité de nectar frais entreposé sur les deux faces* (v. plus loin). Je pensais que peut être la *construction des cellules royales* serait modifiée par la position anormale des cellules ; mais, après l'enlèvement de la reine, il n'est pas apparu de différences sensibles entre le nombre et la forme des cellules royales de la ruche horizontale et celles d'une ruche verticale. Elles se trouvaient toutes cependant sur la face inférieure des rayons. La *forme des cellules* montre, par contre, d'intéressantes variations. On sait que, dans le cadre en position normale, les cellules présentent une légère pente vers l'intérieur du rayon ; or, au bout de deux mois d'horizontalité, elles sont progressivement remaniées, de telle sorte qu'elles *divergent vers l'extérieur* ; l'angle avec la verticale devient de plus en plus marqué du centre du rayon vers la périphérie. Cette inclinaison vers l'extérieur est particulièrement nette dans les longues cellules à miel de la périphérie.

En cas de miellée, le nectar est entreposé à l'état frais aussi bien sur la face inférieure que sur la supérieure. Comment peut-il se maintenir dans des cellules ouvertes vers le bas ? Sans doute, la tension superficielle le fait-elle adhérer aux parois ; il est en effet facile d'introduire une grosse goutte d'eau avec une pipette fine, dans les cellules de la face inférieure, et la goutte se maintient parfaitement. Les abeilles, toutefois, ne pourraient-elles réserver la face supérieure du rayon au nectar frais et n'entreposer sur la face inférieure que le nectar qui a déjà perdu beaucoup d'eau ? Il serait possible de le vérifier en administrant du sirop dilué à la ruche horizontale en dehors des périodes de miellée et en mesurant au réfractomètre les concentrations moyennes en dessus et en dessous des rayons. Le sirop — d'abord à 50 p. 100, puis à 30 p. 100 dans les expériences suivantes — a été donné dans un nourrisseur posé sur le plateau, à droite du corps de ruche (si l'on se place en arrière de la ruche). Trois à quatre litres de sirop tiède étaient absorbés à chaque fois à partir de 10 heures du matin. Les prélèvements dans les cellules en vue de l'examen réfractométrique se faisaient à 17 h 30, en notant à chaque fois la face et l'emplacement du cadre par rapport au nourrisseur. L'expérience s'est déroulée de juillet à septembre 1959,

RÉSULTATS.

<i>Sirop à 50 p. 100, juillet 59.</i>		<i>Sirop à 30 p. 100, 9 sept. 59.</i>		<i>Sirop à 30 p. 100, 18 sept. 59.</i>	
Face sup.	Face inf.	<i>Ici le nourrisseur.</i>		<i>Ici le nourrisseur.</i>	
64	77	Face sup.	Face inf.	Face sup.	Face inf.
74	75,5	35	48	36,5	—
68	70	36	36	37	—
59,5	63	51	68	37	46
63,5	57,5	75	77	37,5	38,5
64	74	59	71	67	67
62,5	79	77	75	65,5	64
Moy. 67	71	Moy. 55	62	Moy. 46,5	53,8

Pour les ruches verticales, les prélèvements étaient opérés sur les deux faces droites et gauche de chaque cadre, le nourrisseur se trouvant à droite. Sur le tableau, le trait vertical matérialise le cadre.

Ruches verticales position normale.

Sirop à 30 p. 100, 29 septembre.

34 36	46 57	33 34,5	35 33	Faces dr. moy. : 38,7 ; à g. 36.
			33,5,33	<i>Ici le nourrisseur.</i>

Date 9 octobre, sirop à 30 p. 100, ruche verticale.

36 59	54 36	35 33	33 35	<i>Ici le nourrisseur.</i>
				Faces dr. moy. : 40 ; à g. : 39.

Il est bien certain que le *sirop plus concentré se trouve plus souvent dans la face inférieure* des rayons horizontaux. Une pareille différence entre les faces ne se rencontre pas dans les ruches à rayons verticaux. Dans les ruches horizontales, les concentrations augmentent aussi au fur et à mesure que l'on s'éloigne du nourrisseur. Dans les ruches verticales, un tel phénomène est moins net.

Comme nous avons vu plus haut que le nectar ou même l'eau pure tiennent aussi bien en place dans les cellules ouvertes vers le bas que vers celles qui s'ouvrent vers le haut, les différences de concentrations sur les deux faces des rayons horizontaux doivent tenir à une particularité de comportement des abeilles plutôt qu'à une perturbation des conditions physiques d'entreposition du nectar.

Autres adaptations. Travaux de Darchen.

Je ne puis résumer ici les travaux très étendus de DARCHEN sur la construction et les remaniements de la cire chez les abeilles. J'en tirerai toutefois deux exemples d'adaptation parfaitement nets.

1^o LES PERFORATIONS DES CELLULES ET LES DÉPLACEMENTS DU FOND. — On a écrit nombre de travaux sur la question de savoir si les hyménoptères

solitaires pouvaient ou non réparer le fond de leur nid quand on l'avait enlevé. Il semble bien que cela soit possible et que l'instinct ne soit pas tout à fait aveugle (à la différence de ce que pensait FABRE), mais il faut que l'intervention expérimentale ne soit pas faite à un stade trop tardif, lorsque la machinerie psychique de l'insecte a déjà franchi un stade irréversible. *Chez les abeilles*, il n'existe pas de problème : *les perforations de toute taille et de toute forme, pratiquées dans la paroi ou le fond des cellules d'ouvrières (DARCHEN) et des cellules royales (VUILLAUME) sont aussitôt rebouchées*. C'est l'affaire d'une heure ou deux au grand maximum. D'autre part, si l'on s'arrange pour placer en regard les cellules des deux faces d'un rayon dont on a enlevé le fond (rappelons que la cellule d'une face correspond par le fond à trois cellules de l'autre face), un nouveau fond est remplacé sans difficulté : il faut tout de même noter ici que la *pose du fond correspond à une manipulation compliquée et inhabituelle* et que d'habitude les abeilles ne procèdent pas du tout ainsi : elles élèvent des parois sur un fond, plutôt que de poser un fond à l'intérieur d'une cellule préexistante.

2° LA TORSION DES RAYONS. — Plus extraordinaire encore est la torsion des rayons ou des lames de cire placées perpendiculairement aux rayons déjà en place. On sait que les abeilles veillent du mieux qu'elles peuvent au parallélisme des rayons de la ruche. Mais, lorsqu'on introduit une lamelle de cire gaufrée perpendiculairement entre deux rayons, des équipes d'ouvrières s'accrochent à ses deux bords et très rapidement la placent en position parallèle. La torsion est rapidement retouchée dans la partie de la cire où elle est apparente, si bien qu'en un laps de temps très bref on n'en voit plus trace (DARCHEN, 1959).

Autres possibilités d'adaptation.

Si l'abeille nidifie dans des rayons de cire, il ne s'ensuit pas de là qu'elle ne puisse accepter un matériel tout autre. Ainsi on a vendu et l'on vend encore en Allemagne des rayons entiers constitués, avec leurs cellules, de matière plastique ; ils sont parfaitement acceptés par les abeilles : le miel y est déposé, les œufs y sont pondus et le couvain élevé normalement. Rappelons d'ailleurs que VUILLAUME (1957-1958) a montré que des ébauches de *cellules royales* en forme de cupules, de verre ou de matières plastiques, étaient fort bien acceptées par les abeilles, qui les prolongent d'un tube de cire et y élèvent les larves royales.

Mais il y a plus curieux : en pleine miellée (condition *sine qua non*) on peut placer au milieu d'un cadre de hausse en voie de remplissage un morceau de bois percé de trous ronds dont la taille correspond vaguement à celle d'une cellule ; il est bon de tremper au préalable le bois dans la cire à 120° qui le recouvre alors d'une mince pellicule. Alors les abeilles entreprennent du miel dans les trous ronds largement écartés, dont la ressemblance avec un rayon de cire est pourtant bien lointaine. Il y a d'ailleurs des possi-

bilités d'adaptation particulièrement larges en ce qui concerne le dépôt du miel : on a pu, par exemple, *fabriquer des rayons entiers en feuilles minces d'aluminium* ; les abeilles déposent volontiers du miel dans les cellules métalliques du rayon et le recouvrent d'un opercule de cire quand il est mûr. Mais elles n'y élèvent pas de couvain, comme dans les rayons de matière plastique.

Rappelons enfin que la malléabilité de l'instinct se manifeste aussi par le fait que les abeilles nidifient dans des cavités de forme extrêmement variées, qu'elles adaptent à leurs besoins ; elles acceptent aussi sans inconvénients, semble-t-il, les modèles de ruche parfois invraisemblables que leur propose l'apiculteur.

Fourmis. Termites.

Les fourmis et les termites ayant été moins étudiés que les abeilles, il serait plus difficile — mais sans doute nullement impossible — d'y trouver des exemples d'adaptation, en dehors du fait que les uns et les autres acceptent très facilement des nids expérimentaux de toutes les formes et de toutes les tailles. Il serait sans doute intéressant de retourner de 180° certains nids de termites dont la forme est nettement définie et qui présentent sans conteste une partie supérieure et une inférieure. Chez les fourmis, une telle opération serait plus difficile à cause de la fragilité des édifices ; et, à cause de l'irrégularité de leur plan, on ne pourrait sans doute déceler aisément les conséquences de cette perturbation.

Travaux de Vuillaume sur les Guêpes.

Les guêpes, par contre, se sont révélées, entre les mains de VUILLAUME et VUILLAUME et NAULLEAU (1960), un matériel particulièrement favorable et susceptible d'adaptations étonnantes.

La manœuvre du *retournement du nid* chez les guêpes à nid souterrain ne provoque pas l'interruption de l'élevage du couvain mais seulement celle de la construction et de l'accroissement du nid. Mais, les rayons étant normalement horizontaux, il est sans doute intéressant de les placer dans la position verticale plutôt que de les retourner de 180° ; la perturbation paraît plus forte. Elle est pourtant très bien acceptée par les guêpes, qui n'interrompent nullement l'élevage ; au bout d'un certain temps, toutefois, les ouvrières commencent à construire des rayons horizontaux. L'élevage ne s'interrompt pas non plus sur les rayons en position oblique. En bref, *les guêpes, comme sans doute les abeilles, peuvent élever leur couvain sur des rayons en position quelconque.*

Bien que VUILLAUME n'ait pas encore réalisé sur les guêpes des expériences de changement de matériau de construction aussi poussées que chez les abeilles, néanmoins il apparaît que le carton de bois ne constitue pas

forcément la seule matière qu'elles puissent accepter. Les guêpes, par exemple, *operculent facilement avec du carton un rayon de cire* introduit dans la ruche. Mais nous ne savons pas encore si elles le considèrent comme un corps étranger qu'on englobe de carton pour s'en débarrasser ou si elles pourraient y élever leur couvain. D'autre part, des bandes de papier posées sur l'involucre en différentes positions sont immédiatement acceptées et incorporées à l'édifice (VUILLAUME et NAULLEAU, 1960).

Mais il est d'autres manifestations vraiment surprenantes de l'adaptabilité des guêpes : si, par exemple, on déterre un nid de *Vespa* et qu'on le pose à la surface du sol très rapidement, les guêpes commencent à creuser en dessous comme si elles voulaient l'enterrer : et *les boulettes arrachées à la terre au-dessous du nid sont déposées sur sa partie supérieure*. Phénomène très curieux, car il correspond à une réponse tout à fait originale à une situation sans précédent dans la vie de la guêpe. Le nid de *Vespa* se forme en effet dans une cavité du sol où la fondatrice accroche les premières bâtisses ; au fur et à mesure de leur accroissement, les ouvrières creusent la terre et la transportent au dehors : mais elles n'ont jamais eu à en recouvrir le nid ! On peut se demander ce qui se passerait si le nid n'était pas extrait du sol ; si l'on ménageait seulement une fenêtre dans la terre qui l'entoure, les guêpes sauraient-elles la boucher ?

Un autre phénomène plus singulier encore a été mis en évidence par VUILLAUME : si le nid, retiré du sol, est déposé sur une plaque de verre ou de métal, alors, évidemment, il n'est plus possible aux guêpes de l'enfouir. On voit alors, si le nid n'est pas trop éloigné du bord de la plaque, sa forme se modifier peu à peu. *Il est progressivement reconstruit de manière à le rapprocher du bord* ; bientôt, il atteint le sol libre, et la partie du nid qui repose sur la terre commence à s'y enfoncer ; dans ce cas, des boulettes de terre ne sont pas déposées sur la partie supérieure du nid, tout au moins tant qu'il n'a pas dépassé le bord de la plaque.

Conclusions.

Ainsi donc, l'expérience montre bien que, dans les constructions animales, sont impliqués des types de comportement extrêmement complexes, comme je le soupçonnais dans une revue précédente (CHAUVIN, 1956). Il est étrange de voir les insectes sociaux s'adapter à des situations qu'ils n'ont pu rencontrer auparavant ; il n'arrive jamais, dans l'existence normale de l'insecte, qu'un nid de guêpe soit déterré et posé sur le sol ; cependant, si cela se produit, les ouvrières n'en sont pas troublées et adoptent aussitôt la solution qui consiste à l'enterrer. On pourrait l'expliquer simplement en alléguant qu'un vide existe normalement au-dessous du nid souterrain dans la cavité qui l'abrite, et les guêpes chercheraient en creusant à reconstituer cet espace vide ; elles ne peuvent évidemment y parvenir dans ces conditions, puisque le poids du nid l'entraîne vers le bas, si bien qu'en poursuivant leurs efforts le nid se trouve enterré. Mais c'est là une

explication trop simpliste : comment interpréter alors l'apport de boulettes de terre sur la partie supérieure du nid, et, davantage encore, la déformation du nid posé sur la plaque de verre, qui l'amènera à nouveau sur le sol libre ? Et j'insiste sur le fait qu'un tel phénomène n'est nullement exceptionnel. Jusqu'où peut donc aller la capacité d'adaptation de ces espèces à des conditions jamais rencontrées ? on ne peut éviter de poser la question.

Un autre fait assez troublant est l'absence apparente de perturbation quand on rend verticaux les rayons des guêpes et horizontaux ceux des abeilles. Toutes les ouvrières et la reine travaillent alors dans une position très anormale qui ne se rencontre jamais dans la nature ; mais elles n'en sont guère troublées. Encore une fois, quelles extrémités peuvent donc atteindre les insectes sociaux dans leurs capacités de réponse à des situations anormales ? Et comment ces réponses se trouvent-elles inscrites dans le patrimoine héréditaire de l'espèce puisqu'elle n'a jamais l'occasion de les utiliser ?

Résumé.

On peut rendre horizontaux les rayons d'une ruche et verticaux ceux d'un nid de guêpes sans perturbations visibles pour l'élevage ou le comportement des ouvrières.

Les abeilles réparent très facilement et immédiatement les trous creusés dans les cellules d'ouvrières ou de reines, elles posent sans difficulté un fond aux cellules d'ouvrières si on l'a enlevé. Elles tordent une lame de cire perpendiculaire aux rayons pour la mettre en position parallèle.

Les abeilles peuvent déposer leur miel dans les trous d'une plaque de bois, dans des rayons de métal ou de plastique ; elles peuvent élever leur couvain dans des rayons de plastique et leurs reines dans des cellules de verre ou de plastique. Les guêpes peuvent operculer avec du carton les rayons des abeilles. Les guêpes souterraines dont on vient de déterrer le nid le couvrent de terre et l'enterrent en creusant au-dessous. Si une plaque de métal glissée au-dessous s'y oppose, elles le reconstruisent peu à peu de manière à l'amener sur le bord de la plaque et à l'enterrer à nouveau.

BIBLIOGRAPHIE.

1956. CHAUVIN (R.). — L'animal en tant que constructeur. Son intérêt pour la psychologie (*J. Psych. Norm. Pathol.*, 487-501).
1958. DARCHEN (R.). — Construction et reconstruction de la cellule des rayons d'*Apis mellifica* (*Ibid.*, V, 357-31).
1959. DARCHEN (R.). — Un des rôles des chaînes d'abeilles : la torsion des rayons pour les rendre parallèles entre eux (*Ann. Abeille*, 2, 193-211).
1959. SMITH (M. V.). — Queen differentiation and the biological testing of royal jelly (*Cornell Univ. Agric. Exp. St., Memoir*, 356, 56 p.).
1957. VUILLAUME (M.). — Contribution à la psychophysiologie de l'élevage des reines chez les abeilles (*Ins. Soc.*, VI, n° 2).
1961. VUILLAUME et NAULLEAU. — Construction dirigée chez *Dolichovespula media* (*Ins. Soc.*, VII, n° 2, 175-185).
-

ROLE RESPECTIF DES MALES ET DES FEMELLES DANS LA FORMATION DES SEXUÉS NÉOTÉNIQUES CHEZ *CALOTERMES FLAVICOLLIS*

par

Pierre-P. GRASSÉ et Ch. NOIROT

La production des sexués de remplacement néoténiques chez les Termites a déjà fait couler beaucoup d'encre, et, si les faits et les hypothèses se sont accumulés, le problème est loin d'être résolu, d'autant plus que les diverses espèces réagissent de façon notablement différente à la perte de leurs reproducteurs. Si l'on s'accorde à reconnaître que les sexués fonctionnels exercent une inhibition sur la maturation génitale de leurs congénères, ni le mécanisme de cette inhibition, ni même ses modalités exactes ne sont encore parfaitement établis.

La famille des *Calotermitidæ* s'avère très favorable à l'étude de ce problème, car c'est en elle que l'inhibition se manifeste avec le plus de netteté : non seulement les sexués néoténiques s'y montrent entièrement inhibiteurs et, une fois différenciés, arrêtent complètement la formation de nouveaux néoténiques, mais encore ne peut-il subsister, dans une colonie en équilibre, qu'un seul couple fonctionnel, qu'il soit imaginal ou néoténique. Tous ces faits avaient été clairement vus par GRASSI et SANDIAS (1893). Les autres Termites se comportent tout autrement quand la formation de néoténiques est possible ; elle est généralement massive, et plus ou moins continue : tel est le cas des *Zootermopsis* (CASTLE, 1934 ; LIGHT, 1942-1943), *Reticulitermes* (GRASSI et SANDIAS, 1893 ; BUCHLI, 1956-1958), *Prorethra* (MILLER, 1942), de beaucoup de *Termitidæ* (NOIROT, 1956).

A propos du *Calotermes flavicollis* méditerranéen, nous avons montré (GRASSÉ et NOIROT, 1946) que la transformation en néoténique s'effectue toujours par une mue particulière, conclusion qui fut généralisée à l'ensemble des néoténiques de Termites (GRASSÉ, 1949 ; NOIROT, 1952-1956 ; BUCHLI, 1956). LÜSCHER (1951, 1952, 1956) montra ensuite que la réactivité des larves ou nymphes est maximum au début du stade (juste après une mue) et diminue rapidement au cours du temps jusqu'à la mue suivante, et s'efforça d'établir, à la suite de PICKENS (1932), de CASTLE (1934), de LIGHT et son école (LIGHT, 1942-1943, 1944 ; KEENE et LIGHT, 1944), que l'inhibition des sexués fonctionnels est due à des substances chimiques émanant des sexués eux-mêmes, et appelés

socio-hormones ou ecto-hormones ou, plus récemment, phéromones (KARLSON et BUTENANDT, 1959). Pour élucider le mécanisme de l'inhibition, donc résoudre le problème si obscur de la formation des néoténiques, il ne nous paraît pas mauvais d'étudier d'abord en détail les modalités du phénomène, c'est-à-dire de poser le problème avec exactitude et d'en connaître les données. Dans le présent mémoire, nous voulons examiner le comportement respectif du sexe mâle et du sexe femelle, d'une part quant au pouvoir inhibiteur des sexués sur les individus du même sexe ou du sexe opposé, d'autre part quant à l'aptitude à se transformer.

Sur le dernier point, nous ne possédons aucun renseignement, et toutes les expériences antérieures ont été conduites comme si les mâles et les femelles avaient des aptitudes identiques à se sexualiser. Quant au pouvoir inhibiteur des sexués en fonction de leur sexe, les données sont rares et contradictoires. Tandis que LIGHT et WEESNER (1951) concluent à une inhibition des mâles par les mâles et des femelles par les femelles fonctionnelles, confirmant ainsi les premières expériences de CASTLE (1934), LÜSCHER, au contraire, dénie tout pouvoir inhibiteur aux sexués mâles, et n'accorde aux femelles qu'un léger pouvoir inhibiteur sur les individus du même sexe (1952, 1956). L'action « synergique » du couple fonctionnel serait seule entièrement inhibitrice.

Matériel et méthodes.

Les *Calotermes* que nous utilisons proviennent de la région de Banyuls (Pyrénées-Orientales). Les Termites sont élevés suivant notre technique habituelle, en tubes de 22×220 mm à fond percé et à la température de $25 \pm 1^\circ$. A l'exception de la série F 54, tous les élevages ont été formés sur place à Banyuls, à partir d'insectes fraîchement sortis de leur colonie d'origine : le prélèvement et le débitage de la souche de bois, le tri des individus, leur mise en élevage, toutes ces opérations étaient effectuées dans la journée. La série F 54 était constituée de colonies fondées expérimentalement à partir de couples d'ailés en septembre 1954, et dont tout le développement fut suivi au laboratoire (l'évolution de ces élevages est donnée dans notre note de 1958).

Nous nous sommes toujours efforcés de comparer ce qui était comparable ; notamment, quand on désire étudier l'évolution parallèle de deux ou plusieurs séries d'élevages, il importe de se placer au départ dans des conditions aussi uniformes que possible ; l'idéal serait que tous ces élevages, lancés en même temps, proviennent de la même colonie d'origine. La faiblesse des populations empêche que cette condition soit respectée pour les séries d'élevages qui atteignent quelque importance. Quand on doit utiliser plusieurs sociétés naturelles, il faut que chacune soit répartie entre les différentes séries. En effet, on constate souvent d'importantes différences dans l'évolution d'élevages provenant de sociétés différentes,

même quand ces sociétés ont été prélevées à la même époque, dans un même lieu, et sont en apparence au même degré d'évolution ; si l'on s'adresse à des termitières prélevées dans la nature à des époques différentes, les comparaisons deviennent très difficiles à cause du cycle saisonnier extrêmement marqué, dont nous montrerons ailleurs toute l'importance pour le polymorphisme.

1° FRÉQUENCE DE TRANSFORMATION DES MALES ET DES FEMELLES. —

A. — Dans une première série d'expériences, on se contente d'observer le nombre de néoténiques de chaque sexe qui apparaissent dans les élevages.

Série S 58 : 25 élevages comptant chacun 50 individus au départ (nymphe ou larve âgée) sont lancés à Banyuls en septembre 1958. Au bout de 10 jours, les Insectes de chaque élevage sont examinés un à un, et l'on compte le nombre de néoténiques formés ou en voie de formation (1), en précisant le sexe de chacun. Les Insectes sont ensuite remis en place et la même opération est répétée le 20^e jour, puis le 40^e jour.

Série S 59 : 4 groupes de 12 élevages chacun ont été institués dans les mêmes conditions, mais chaque élevage comptait au départ 70 individus, et était composé soit de nymphes du dernier stade, soit d'individus plus jeunes (les deux types d'élevages en nombre égal). De plus, les 4 groupes ont été lancés à des dates différentes :

S 59- 1 à 12 : janvier ;

S 59-13 à 24 : mars ;

S 59-25 à 36 : mai ;

S 59-50 à 62 : juillet.

Tous ces élevages sont suivis de la même façon que la série précédente.

a. *Néoténiques formés au bout de 10 jours.* — La comparaison des chiffres fournis par les tableaux I et II fait ressortir, dans les deux séries et dans tous les groupes de la 2^e série, un nombre plus élevé de néoténiques femelles que de néoténiques mâles.

Si l'on considère les différents élevages, on constate que, sur 72 au total, les néoténiques femelles produits au bout de 10 jours sont plus nombreux que les mâles dans 48 cas, en nombre égal dans 19 cas, et en nombre inférieur dans 5 cas seulement.

L'épreuve statistique, par le test $|t|$ de STUDENT-FISCHER, donne les chiffres suivants (1) :

Pour la série S 58 : $|t| = 3,18$ pour 24 degrés de liberté ;
— l'ensemble de la série 59 : $|t| = 4,8$ — 47 — —

(1) La pigmentation de l'œil, caractéristique du néoténique, apparaît deux ou trois jours avant la mue de transformation.

(1) $|t|$ est calculé d'après la formule : $|t| = \frac{\overline{md}}{\bar{\sigma}\sqrt{N}}$ où \overline{md} est la différence moyenne entre néoténiques ♂ et ♀, $\bar{\sigma}$ son écart type et N le nombre d'élevages.

A l'intérieur de la série S 59 :

— Pour le 1^{er} groupe, S 59- 1 à 12 : $|t| = 3,73$ pour 11 degrés de liberté ;
 — 2^e — S 59-13 à 24 : $|t| = 3,56$ — —
 — 3^e — S 59-25 à 36 : $|t| = 2,29$ — —
 — 4^e — S 59-50 à 61 : $|t| = 1,34$ — —

TABLEAU I.

SÉRIE S 58 (élevages bisexués). — Nombre de sexués néoténiques mâles et femelles dans chaque élevage au bout de 10, 20, 40 jours. Chaque élevage comptait au départ 50 individus (larves âgées et nymphes).

No	10 ^e JOUR.		20 ^e JOUR.		40 ^e JOUR.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
51	1	1	4	3	1	1
52	1	2	1	2	2	1
53	0	3	0	2	0	2
54	3	6	3	1	3	2
55	4	2	1	1	1	1
56	1	2	2	1	0	1
57	3	1	0	1	1	1
58	3	4	1	1	2	1
59	3	4	3	1	1	4
60	1	1	1	1	1	1
61	0	0	0	3	2	1
62	0	1	0	1	1	1
63	0	0	0	1	1	0
64	1	2	1	1	1	1
65	0	3	0	2	2	2
66	1	2	1	1	1	1
67	0	1	0	2	1	1
68	0	2	1	2	1	2
69	0	3	2	1	1	1
70	0	1	0	1	1	1
71	1	3	0	1	1	1
72	2	0	3	1	2	2
73	0	1	0	1	3	1
74	4	9	0	2	2	3
75	4	6	3	2	2	2
TOTAL.	33	60	27	36	34	35

Les résultats globaux des séries S 58 et S 59 sont hautement significatifs ; les résultats par groupes dans la série S 59 sont significatifs en ce qui concerne les 3 premiers, mais non pour le 4^e groupe ; il convient de noter que celui-ci a été mis en route au moment où se déclenchait la mue imaginale dans les colonies d'origine, période où, nous le verrons ailleurs, les phénomènes sont nettement modifiés.

Il est donc permis de conclure que, dans ces élevages, *il s'est formé, en 10 jours, plus de néoténiques du sexe femelle que du sexe mâle.*

b. *Évolution ultérieure des élevages.* — Par la suite, la production de nouveaux néoténiques se ralentit, du fait de l'influence inhibitrice exercée par les néoténiques déjà formés, inhibition qui devient complète au bout d'un délai qui varie le plus souvent entre 20 et 50 jours à compter de la date de l'orphelinage.

Une étude attentive semble indiquer que le ralentissement dans la formation des néoténiques affecte le sexe femelle plus vite que le sexe mâle, si bien que, temporairement, la formation des sexués mâles peut être plus intense que celle des femelles, comme l'indique le tableau II. Nous pouvons suggérer, dès maintenant, l'interprétation suivante : les femelles se transforment plus rapidement (ou plus facilement) que les mâles et apparaissent donc en plus grand nombre au début de la période qui suit l'orphelinage, les femelles néoténiques nouvellement apparues exercent bientôt une influence inhibitrice qui, nous le verrons plus loin, est plus intense sur les femelles que sur les mâles ; la production de néoténiques femelles est donc freinée plus que celle des mâles.

B. — Les résultats précédents sont confirmés par l'observation d'élevages *unisexués*.

La série d'élevages S 58, lancée à Banyuls en septembre 1958, comportait, outre les élevages normaux étudiés précédemment, des élevages formés uniquement de mâles, ou uniquement de femelles (chaque élevage composé de 50 individus, larves âgées ou nymphes).

Les élevages sont suivis de la même façon que les précédents, les résultats sont consignés dans les tableaux III et IV.

Il est apparu dans les élevages ♀♀, *au bout de 10 jours*, une proportion de sexués néoténiques nettement supérieure à celle qu'on observe dans les élevages ♂♂, et la différence est très significative ($|t| = 3,3$). Il est remarquable de constater que la proportion de néoténiques formés dans les élevages témoins (7,75 p. 100) est exactement la moyenne des chiffres trouvés pour les élevages ♂♂ (6 p. 100) et ♀♀ (9,6 p. 100).

Si l'on suppose une sex-ratio normale pour les élevages témoins, on trouve de plus que 5,50 p. 100 des ♂ et 10 p. 100 des ♀ sont transformés au bout de la période de 10 jours, ce qui cadre remarquablement avec les chiffres précédents et indique en outre que, dans les élevages unisexués, les individus se comportent, au moins pendant cette première période, de façon apparemment normale. L'isolement sexuel ne modifie pas le taux de production des néoténiques.

2^o ACTION INHIBITRICE DES SEXUÉS MALES ET FEMELLES. — Dans une société normale, le couple reproducteur exerce une inhibition complète sur la maturation sexuelle des autres individus. Le rôle respectif du sexué mâle et du sexué femelle reste très controversé. Si l'on supprime un seul des deux reproducteurs, l'équilibre se rétablit au bout d'un temps plus ou moins long (20 à 40 jours en général), mais la marche du phénomène est très irrégulière.

TABLEAU II.

SÉRIE S 59. — Nombre de sexués néoténiques mâles et femelles observés dans chaque élevage au bout de 10, 20, 35 jours. Chaque élevage comptant au départ 70 individus.

a. Nymphes du dernier stade.

b. Larves âgées et nymphes à courts fourreaux alaires.

N°	10 ^e JOUR.		20 ^e JOUR.		35 ^e JOUR.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>1^{re} série :</i>						
1 (a)	1	5	2	4	9	3
2 (b)	3	10	8	11	6	1
3 (a)	1	4	1	3	3	1
4 (a)	1	3	0	4	4	4
5 (b)	7	8	5	6	5	3
6 (b)	2	11	2	7	5	2
7 (a)	0	1	1	1	1	1
8 (b)	4	8	1	1	1	1
9 (a)	0	1	0	1	0	0
10 (a)	0	4	1	1	1	1
11 (b)	1	1	1	2	1	1
12 (b)	1	1	1	1	3	1
TOTAL 1 ^{re} série.	21	57	23	42	39	19
N°	10 ^e JOUR.		20 ^e JOUR.		35 ^e JOUR.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>2^e série :</i>						
13 (a)	0	2	0	2	0	2
14 (a)	0	0	0	1	0	1
15 (b)	0	0	0	2	0	1
16 (b)	0	0	0	0	0	1
17 (b)	0	1	0	1	1	2
18 (b)	1	3	1	1	2	1
19 (b)	2	3	2	3	5	3
20 (b)	0	2	2	1	2	1
21 (a)	0	2	0	2	0	3
22 (a)	1	2	0	2	2	2
23 (a)	0	0	0	3	0	1
24 (a)	0	0	1	2	1	1
TOTAL 2 ^e série.	4	15	6	20	13	18

TABLEAU II (suite).

N°	10 ^e JOUR.		20 ^e JOUR.		35 ^e JOUR.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>3^e série :</i>						
25 (a)	0	0	1	0	0	2
26 (b)	2	3	2	3	1	1
27 (a)	0	0	0	0	1	1
28 (a)	0	0	0	0	0	3
29 (a)	0	0	0	0	0	0
30 (b)	0	1	1	3	2	2
31 (b)	2	2	1	2	1	1
32 (b)	1	5	2	2	1	2
33 (a)	0	1	0	1	0	1
34 (a)	0	0	0	0	0	1
35 (b)	0	6	4	1	1	1
36 (b)	3	5	2	3	2	1
TOTAL 3 ^e série.	8	23	13	15	9	16
N°	10 ^e JOUR.		20 ^e JOUR.		35 ^e JOUR.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>4^e série :</i>						
50 (a)	1	2	1	2	1	2
51 (a)	0	1	2	1	3	1
52 (a)	0	1	0	1	1	1
53 (b)	0	1	3	1	1	1
54 (b)	1	1	6	1	1	1
55 (b)	3	1	2	6	6	2
56 (a)	1	1	1	1	1	1
57 (a)	0	1	0	1	0	1
58 (a)	4	5	1	1	1	1
59 (b)	0	2	1	1	1	1
60 (b)	3	2	1	1	1	1
61 (b)	3	3	1	1	1	1
TOTAL 4 ^e série.	16	21	19	18	18	14
TOTAL GÉNÉRAL.	49	116	61	95	79	67

TABLEAU III

SÉRIE S 58 (*élevages unisexués*, formés au départ de 50 mâles). — Nombre de néoténiques formés au bout de 10, 20, ... jours après la mise en élevage.

N°	10 ^e JOUR.	20 ^e JOUR.	40 ^e JOUR.	60 ^e JOUR.	80 ^e JOUR.	100 ^e JOUR.
2	3	4	3	3	2	2
6	3	3	2	2	2	2
8	4	3	2	2	2	2
10	5	3	1	3	2	2
12	5	3	2	2	2	2
14	5	2	2	2	2	2
16	7	3	3	2	1	5 (2)
18	2	2	2	2	2	2
20	3	3	2	2	2	2
22	3	4	3	2	2	2
24	2	3	2	2	3	3
26	4	2	3	5	2	2
38	1	2	2	7	5	3
42	1	3	7	4	2	2
44	1	1	4	6	8	7 (1)
46	1	2	5	4	4	4 (1)
48	1	1	2	3	3	3
50	3	2	3	2	3	6 (2)
TOTAL.	54	46	50	55	49	53

(1) Élevages où la stabilisation n'a pu être obtenue.
 (2) Élevages où la stabilisation a été obtenue tardivement, au bout de 120 jours, avec 2 néoténiques pour le n° 16, avec 3 pour le n° 50.

TABLEAU IV.

SÉRIE S 58 (*élevages unisexués femelles*, formés au départ de 50 femelles). — Nombre de néoténiques observés au bout de 10, 20, ... jours après la mise en élevage.

N°	10 ^e JOUR.	20 ^e JOUR.	40 ^e JOUR.	60 ^e JOUR.	80 ^e JOUR.
1	3	2	2	1	1
3	6	2	2	2	2
5	6	1	1	1	1
7	4	3	3	2	1
9	5	2	2	2	2
11	10	1	1	1	1
13	7	3	1	1	1
15	6	4	1	1	1
17	4	1	1	1	1
19	6	3	2	2	2
21	5	2	2	2	2
23	6	1	1	1	1
25	3	2	1	1	1
27	7	2	2	1	1
29	4	1	1	1	1
41	3	2	2	2	2
45	3	3	1	1	1
47	2	2	1	2	2
49	1	1	1	1	1
TOTAL.	91	38	28	26	25

A. *Effets de la suppression de l'un des deux conjoints.* — Les sexués néoténiques, qu'il est facile d'obtenir en élevage et qui, par ce fait même, ont servi le plus souvent de sujets d'expérience, constituent un matériel dont on doit suspecter l'homogénéité (néoténiques pouvant provenir de stades larvaires ou nymphaux très variés, dont l'activité varie probablement avec l'âge...). Il est permis de supposer en outre que les sexués imaginaux, représentant la forme achevée de l'espèce, ont une activité physiologique plus marquée que les néoténiques, notamment en ce qui concerne le pouvoir inhibiteur. Pour cette raison, nous avons utilisé des colonies expérimentales (série F 54), formées à partir de couples d'ailés et dont le développement en élevage a été suivi depuis septembre 1954, date de la fondation, jusqu'en février 1959, où l'un des sexués a été supprimé ; ces élevages comptaient alors entre 50 et 85 individus. Nous avons ainsi disposé de 19 élevages prospères, ayant à leur tête un couple *imaginal* ; dans 10 d'entre eux, le mâle a été supprimé, dans les 9 autres c'est la femelle qui en a été retirée.

Le tableau V indique le nombre de néoténiques observés les 10^e, 20^e et 40^e jours suivants.

Les chiffres font ressortir une inhibition exercée par le sexué femelle sur les individus femelles et, avec moins de netteté, une inhibition des mâles par les sexués mâles. Certes, ces expériences portent sur un nombre d'élevages assez faible, mais leurs résultats sont corroborés par l'observation des élevages unisexués.

B. *Inhibition dans les élevages unisexués.* — a. Dans les élevages ♀♀, l'apparition de femelles néoténiques s'accompagne régulièrement d'une stabilisation assez rapide ; vers le 40^e jour, la production des sexués néoténiques est le plus souvent arrêtée, et il ne subsiste en général *qu'un seul* néoténique, dont l'action inhibitrice est apparemment complète sur les autres femelles de l'élevage. Moins souvent, il subsiste 2 femelles néoténiques, dont l'action inhibitrice est également manifeste (1).

b. Les élevages ♂♂ se comportent un peu différemment ; la production des néoténiques se prolonge fréquemment au-delà du 40^e jour, et, dans 2 cas sur 18, nous n'avons jamais obtenu de stabilisation complète. la formation de néoténiques se poursuivant, sans arrêt, jusqu'à la mort de l'élevage. Mais, presque toujours, l'élevage se stabilise au bout d'un temps variable, le plus souvent après 30 à 50 jours, non rarement après 2 mois, et parfois au bout de 4 mois seulement ; quoi qu'il en soit, la formation des néoténiques cesse alors complètement ; on pourrait nous objecter que des néoténiques peuvent se différencier et être rapidement éliminés et qu'ainsi leur apparition passerait inaperçue, mais cette objection ne tient pas devant le faible taux de mortalité dans de tels élevages ; citons par exemple l'élevage S 58-6 qui ne perdit *aucun* de ses

(1) Dans deux cas au moins, nous avons constaté qu'une seule des deux femelles avait des ovaires développés ; mais, dans plusieurs cas, les deux femelles étaient fonctionnelles.

TABLEAU V.

SÉRIE DES ÉLEVAGES F 54. — Effets de la suppression de l'un des deux sexes *imaginaux*. Nombre de néoténiques observés les 10^e, 20^e, 40^e jours après la suppression.

SUPPRESSION DU MALE IMAGINAL (montrant l'effet inhibiteur de la femelle).						
N ^o DE L'ÉLEVAGE.	10 ^e JOUR.		20 ^e JOUR.		40 ^e JOUR.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
4	1	0	1	0	1	0
6	4	0	1	0	1	0
12	0	0	3	0	1	0
68	0	0	1	0	1	0
123	5	0	1	0	1	0
139	1	0	1	0	1	0
141	0	0	2	0	1	0
199	6	0	4	1	1	0
210	3	0	1	0	1	0
39	2	0	1	0	1	0
TOTAL.	22	0	16	1	10	0

SUPPRESSION DE LA FEMELLE IMAGINALE (montrant l'effet inhibiteur du mâle).						
N ^o DE L'ÉLEVAGE.	10 ^e JOUR.		20 ^e JOUR.		40 ^e JOUR.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
9	0	1	0	1	0	1
21	1	0	1	1	3	3
49	1	10	0	1	0	1
75	0	2	0	1	0	1
160	2	3	3	5	0	1
168	2	9	0	1	0	1
195	1	4	*	*	*	*
207	2	7	2	2	2	1
220	3	7	0	2	0	1
TOTAL.	11	43	6	14	5	10

* Le mâle imaginal a été éliminé accidentellement.

membres entre le 5 janvier 1959 et le 11 mai 1959, soit pendant 126 jours ; pendant toute cette période, 2 néoténiques ♂ étaient présents. La stabilisation observée dans ces élevages composés uniquement de mâles est bien due à une inhibition de la part des mâles néoténiques, et non à une perte du pouvoir de transformation des autres individus ; l'expérience suivante le démontre.

Dans 6 élevages stabilisés depuis 5 mois environ, les néoténiques présents sont supprimés (néoténiques ayant donc au moins 5 mois d'existence, au nombre de 2 dans chacun des 6 élevages) ; 10 jours plus tard, on observe dans tous les élevages une formation massive de sexués de remplacement, intéressant en moyenne 30 p. 100 de la population (le pourcentage d'individus transformés varie de 14 à 42 p. 100 suivant les élevages). La levée d'inhibition à la suite de la suppression des néoténiques est donc particulièrement nette.

La proportion des néoténiques ainsi formés est très élevée, bien supérieure à celle obtenue, au bout d'un même laps de temps, à partir des individus issus des colonies naturelles (6 p. 100 en moyenne pour les élevages ♂♂). Il semble donc que la stabilisation est non seulement plus longue et plus difficile à obtenir, mais aussi que l'inhibition provoquée par les sexués mâles est juste suffisante pour empêcher la transformation. Il est intéressant de noter, dans cette perspective, le nombre de néoténiques subsistant dans ces élevages formés uniquement de mâles : alors que, dans les élevages de femelles, un seul néoténique est généralement conservé, rarement 2, les élevages mâles, une fois stabilisés, contiennent 2 néoténiques, parfois 3, mais *jamais* un seul (s'il y en a plus de 3, c'est que l'équilibre n'est pas encore établi).

Discussion.

Les anciens auteurs, opposant les Termites aux Hyménoptères sociaux et insistant à juste titre sur le caractère bisexué des sociétés d'Isoptères, admettaient que mâles et femelles jouent sensiblement le même rôle dans la colonie. Cette dernière affirmation ne peut plus être acceptée sans correctifs, et les résultats que nous venons d'exposer montrent d'importantes différences entre mâles et femelles au triple point de vue de la réactivité, du pouvoir inhibiteur, de la régulation du nombre des néoténiques.

1^o RÉACTIVITÉ. — Nous avons établi que les larves et les nymphes femelles de *Calotermes flavicollis* se transforment plus facilement (ou plus vite) que les mâles en sexués néoténiques (1).

(1) Cette conclusion est en contradiction avec une expérience de LÜSCHER (1951) où cet auteur n'obtient que des néoténiques ♂ quand un des sexués fonctionnels de l'élevage est retiré pour une période de 24 heures. Mais il faut noter d'une part le petit nombre d'expériences, d'autre part l'irrégularité des résultats : 4 élevages sur 12 ont produit dans ces conditions 1 ou 2 néoténiques.

A notre connaissance, il n'existe pas d'études analogues sur d'autres espèces de Termites, mais des données éparses dans la littérature nous font soupçonner que le cas étudié par nous ne doit pas être isolé.

Ainsi BUCHLI (1958) note que les néoténiques mâles sont plus difficiles à obtenir que les femelles chez *Reticulitermes lucifugus*, car, à certains stades (jeunes ouvriers notamment), la transformation ne paraît possible que chez les femelles ; mais BUCHLI ne retrouve pas cette différence chez *Reticulitermes lucifugus santonensis*.

Plus généralement, il est habituel de trouver, dans les colonies naturelles, un nombre de néoténiques femelles plus élevé que celui des mâles (excepté les *Calotermitidæ*, où la présence d'un seul couple est la règle) ; cela peut signifier que les néoténiques femelles se différencient plus facilement (donc en plus grand nombre) que les mâles, mais on ne peut, faute d'études précises, écarter l'hypothèse d'une élimination par la société d'un certain nombre de néoténiques mâles. En revanche, nous connaissons d'autres phénomènes où la réactivité des mâles et des femelles n'est pas la même. L'un de nous (NOIROT, 1954, 1955) a montré qu'il existe fréquemment chez les Termites supérieures une spécialisation plus ou moins stricte de l'un des sexes dans la formation des *soldats* ; certaines espèces produisent même uniquement des soldats du sexe mâle (beaucoup de *Nasutitermitinæ*), d'autres, uniquement femelles (la plupart des *Macrotermitinæ*) ; cette spécialisation tient à une aptitude différente de l'un ou de l'autre sexe à la transformation en soldats, car, dans des conditions expérimentales particulières, on peut obtenir des soldats à partir d'individus qui, normalement, n'en produisent pas (soldats femelles de *Nasutitermes arborum* notamment).

Encore plus extraordinaire est le cas d'*Anacanthotermes ochraceus* dont tous les neutres paraissent être du sexe mâle (CLÉMENT, 1958).

2° **POUVOIR INHIBITEUR.** — Nos résultats confirment les expériences préliminaires de CASTLE (1934) et surtout celles, plus précises, de LIGHT et WEESNER (1951), et montrent que, chez *Calotermes* comme chez *Zootermopsis*, les sexués femelles inhibent les individus femelles, les sexués mâles les individus mâles.

Ceci n'implique pas que les sexués femelles sont sans aucune action sur les mâles et *vice versa* ; au contraire, le fait que l'inhibition des mâles par les mâles est souvent irrégulière et labile donne à penser que, dans la condition normale, le sexué femelle exerce une action complémentaire dans l'inhibition des mâles.

La divergence de nos résultats avec ceux de LÜSCHER s'explique d'une part par le très petit nombre d'expérience de cet auteur, et d'autre part, par la méthode utilisée : l'hémi-orphelinage donne en effet des résultats beaucoup plus nets quand les élevages ont à leur tête un couple imaginal (comme dans nos expériences et celles de LIGHT et WEESNER), tandis que LÜSCHER n'a utilisé que des colonies pourvues d'un couple néoténique. D'ailleurs, la stabilisation obtenue dans les élevages unisexués montre

que le pouvoir inhibiteur des néoténiques, s'il est moins intense que celui des imagos, est qualitativement identique.

Ces conclusions peuvent-elles être étendues aux autres Termites ? La rareté des études expérimentales ne peut autoriser que des conjectures, d'autant plus que le problème est compliqué par deux ordres de faits :

a. Le pouvoir inhibiteur varie grandement d'une espèce à une autre ; ainsi, il est particulièrement peu marqué dans le genre *Reticulitermes* (BUCHLI, 1956, 1958), aussi bien chez les imagos que chez les néoténiques ; de même les néoténiques ergatoïdes de *Termes hospes* ont un pouvoir inhibiteur très faible, sinon nul (NOIROT, 1955, 1956).

b. La réactivité des individus larvaires, leur aptitude à la sexualisation présentent des variations encore plus grandes (voir NOIROT, 1956).

3° RÉGULATION DU NOMBRE DES NÉOTÉNIQUES. — Le maintien d'un seul couple néoténique, bien qu'il se forme habituellement un plus grand nombre de sexués de remplacement, est un phénomène propre aux *Calotermes*, qui semble exister chez tous les Calotermitidæ, comme l'indiquent les observations de KALSHOVEN (1930) sur *Neotermes tectonæ* (1), et nos expériences inédites sur *Neotermes aburiensis*.

Nous savons que l'élimination des néoténiques surnuméraires est le fait des autres membres de la société, qui les dévorent, et non le résultat d'un combat entre néoténiques ; il s'agit donc d'un phénomène différent de celui qui assure la monogynie des sociétés d'Abeilles domestiques.

Dans les autres familles, une telle régulation ne paraît pas exister et tous les néoténiques formés, ou du moins la plupart d'entre eux, sont conservés et deviennent fonctionnels, si bien qu'il peut y en avoir un grand nombre dans la même colonie.

Toutefois, on peut soupçonner l'existence d'une régulation dans le cas des sexués de remplacement *imaginaux* ; ainsi, chez les *Macrotermitinæ*, la suppression du couple royal est parfois suivie de la maturation d'un très petit nombre d'imagos, voire d'un seul couple (HARMS, 1927 ; COATON, 1949). Chez *Nasutitermes arborum*, l'un de nous a obtenu, après suppression du couple royal, un couple de sexués imaginaux (NOIROT, 1956). Il est peu probable qu'il n'apparaisse réellement qu'un seul couple de remplacement, et on peut supposer qu'un nombre assez grand d'imagos subissent au moins un début de maturation dans le nid, et que la plupart sont ensuite éliminés.

Quant au déterminisme de cette régulation, nous ne savons à peu près rien, et les faits que nous rapportons ici montrent seulement la complexité du problème. Dans les élevages unisexués, il ne subsiste habituellement qu'un seul néoténique chez les femelles, deux chez les mâles ; il semble donc y avoir à la fois influence du sexe et du nombre ; mais quels sont les stimuli qui déclenchent, chez les larves et les nymphes, le comporte-

(1) Deux élevages de *Cryptotermes* aff. *brevis* en provenance du Cambodge nous ont également fourni un seul couple de néoténiques par élevage.

ment agressif ? On pourrait peut-être concevoir que les néoténiques les plus avancés provoquent chez les autres des modifications physiologiques amenant leur massacre par les autres membres de la société ; un fait appuie cette hypothèse : quand, dans les élevages ♀♀, deux néoténiques sont conservés, il arrive parfois, mais non toujours, que l'un des deux reste stérile.

Il nous faudrait encore discuter du mécanisme même de l'inhibition. Les résultats rapportés ici, s'ils n'apportent pas d'éléments décisifs à ce problème, en font entrevoir la complexité en montrant le rôle spécifique, différent mais complémentaire, des sexués mâles et femelles. Nous examinerons cette question plus en détail, à la lumière d'autres expériences qui seront prochainement exposées.

Résumé.

Chez *Calotermes flavicollis*, la formation des sexués néoténiques est plus facile, ou plus rapide, dans le sexe femelle que dans le sexe mâle.

Les sexués femelles montrent un pouvoir inhibiteur à l'égard des individus femelles ; les sexués mâles inhibent les mâles de façon moins complète ; la stabilisation complète peut être obtenue dans les élevages unisexués, formés uniquement de mâles ou de femelles.

La régulation du nombre des néoténiques ne se fait pas de la même façon dans les élevages ♂♂ et dans les élevages ♀♀. Dans les premiers, 2 néoténiques ♂ subsistent, quelquefois 3 ; dans les seconds ne persiste qu'un seul néoténique ♀, rarement deux.

Ces résultats mettent en lumière le rôle différent joué par les mâles et les femelles dans les sociétés de Termites.

BIBLIOGRAPHIE

1956. BUCHLI (H.). — Die Neotenie bei *Reticulitermes* (*Insectes Soc.*, **3**, 1, p. 131-143).
 — 1958. L'origine des castes et les potentialités ontogéniques des Termites européens du genre *Reticulitermes* Holmgren (*Ann. Sc. Nat., Zool.* (11), **20**, p. 261-429).
 1934. CASTLE (G. B.). — The damp-wood termites of Western United States, genus *Zootermopsis* (in KOFOID et coll., *Termites and Termite control*, 2^e édit., Univ. Calif. Press, chap. 24, p. 273-310).
 1953. CLÉMENT (G.). — Sur la différenciation d'ovocytes dans les testicules des « neutres » d'*Anacanthotermes ochraceus* (*C. R. Acad. Sc.*, **236**, p. 1095-1096).
 1949. COATON (W. G. H.). — Queen removal in Termite control (*Farming in South Africa*, juillet 1949, 4 pages).
 1949. GRASSÉ (P. P.). — Ordre des Isoptères ou Termites (*Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*, Masson, édit., Paris, vol. **IX**, p. 408-544).
 1946. GRASSÉ (P. P.) et NOIROT (Ch.). — La production des sexués néoténiques chez le Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.) : inhibition germinale et inhibition somatique (*C. R. Acad. Sc.*, **223**, p. 869-871). — 1957. La société de *Calotermes flavicollis* (Insecte Isoptère), de sa fondation au premier essaimage (*C. R. Acad. Sc.*, **246**, p. 1789-1795).

1893. GRASSI (B.) et SANDIAS (A.). — Costituzione e sviluppo della Societa dei Termitidi (*Atti Acc. Gioen.*, **6** et **7**, p. 1-150).
1927. HARMS (J. W.). — Koloniengründung bei *Macrotermes gilvus* Hag. (*Zool. Anz.*, **74**, p. 221-236).
1930. KALSHOVEN (L. G. E.). — De biologie van de Djatermiet (*Kalotermes tectonæ* Damm.) in verband met zijn bestrijding (*Meded. Inst. Plantenz.*, Wageningen, **7**, p. 1-154).
1959. KARLSON (P.) et BUTENANDT (A.). — Pheromones (ectohormones) in Insects (*Annu. Rev. Entomol.*, **4**, p. 39-58).
1944. KEENE (E. A.) et LIGHT (S. F.). — Results of feeding ether extracts of male supplementary reproductives to groups of nymphal Termites (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, **49**, p. 283-290).
- 1942-1943. LIGHT (S. F.). — The determination of the castes of social insects (*Quart. Rev. Biol.*, **17**, p. 312-326 ; **18**, p. 46-63). — 1944. Experimental studies on ectohormonal control of the development of supplementary reproductives in the Termite genus *Zootermopsis* (formerly *Termopsis*) (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, **43**, p. 413-454).
1951. LIGHT (S. F.) et WEESNER (F. M.). — Further studies on the production of supplementary reproductives in *Zootermopsis* (Isoptera) (*J. Exper. Zool.*, **117**, p. 397-414).
1951. LÜSCHER (M.). — Ueber die Determination der Ersatzgeschlechtstiere bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. (*Rev. Suisse Zool.*, **58**, p. 404-408). — 1952. Die Produktion und Elimination von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. (*Zeitsch. vergl. Physiol.*, **34**, p. 123-141). — 1956. Die Entstehung von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. (*Insectes Soc.*, **3**, p. 119-128).
1942. MILLER (E. M.). — The problem of castes and caste differentiation in *Pro-rhinotermes simplex* (Hagen) (*Bull. Univ. Miami*, **15**, p. 1-27).
1952. NOÏROT (Ch.). — Le polymorphisme social chez les Termites et son déterminisme (*Structure et Physiologie des Sociétés animales*, Colloques internat. C. N. R. S., **34**, p. 103-116). — 1954. Le polymorphisme des Termites supérieurs (*Année Biol.*, **30**, p. 461-474). — 1955. Recherches sur le polymorphisme des Termites supérieurs (*Termitidæ*) (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **17**, p. 399-595). — 1956. Les sexués de remplacement chez les Termites supérieurs (*Termitidæ*) (*Insectes Soc.*, **3**, p. 145-158).
1932. PICKENS (A. L.). — Observations on the genus *Reticulitermes* Holmgr. (*Pan-Pacific Entomol.*, **8**, p. 178-180).
-

STUDIES ON THE ECOLOGICAL DISTRIBUTION OF ANTS IN SAPPORO AND ITS VICINITY (1 et 2)

by

Kazuo HAYASHIDA

(*Zoological Institute, Hokkaido University.*)

Corresponding to the two major branches of biogeography, the distribution of any animal groups can be studied from two aspects, namely, regional and ecological, which are complementary to each other and different but not sharply distinguished. Up to present, the ecological distribution of ants in a given area has been studied by many investigators such as GÖSSWALD (1932), TALBOT (1934), GÖTSCH (1937), DENNIS (1938), GREGG (1944) and others. Their publications deal mostly, however, with European or Nearctic faunas. Concerning the ecological distribution of Far Eastern Myrmecofaunas, especially of Japan, there are no comprehensive studies for brief discussions by TERANISHI (1933), MORISITA (1945 *a, b*) and YASUMATSU (1948).

Since 1956, the writer has begun to study the ecological distribution of ants in Sapporo and its vicinity, with special reference to habitat or nest site preference by various species. Following a preliminary report (HAYASHIDA, 1957), quantitative sampling and further qualitative observations have been made, which form the main body of the present paper.

Before going further, the writer wishes to express his sincere gratitude to Prof. TOHRU UCHIDA and Dr. SHŌICHI F. SAKAGAMI under whose helpful guidance the present work has been carried out. His further thanks are also due to Mr. T. KOGURE, Dr. M. MORISITA, Prof. K. TSUNEKI, Dr. C. WATANABE and especially to Prof. K. YASUMATSU, whose kind advices and stimulation were indispensable in the preparation of the present paper.

I.—METHODS EMPLOYED

The distribution of various species was surveyed through two methods, qualitative and quantitative samplings. The former is a mere sampling of as many as possible species in a given habitat, without paying attention to the relative abundance of the species discovered. This was mainly carried out in 1956 to obtain a general perspective of the faunal make-up in the area studied as well the ecological characteristics of each species. The quantitative sampling consists of counting the number of colonies discovered in a given habitat during an interval of 0.5 hour. This unit-interval sampling was repeated twelve times for each seven habitat types as distinguished in the subsequent section. The relative abundance estimated by this method can be applied in safety only to the epigæic species, because the interval of 0.5 hour is not sufficient to examine the earth layers deeper than 10 cm below the surface. Consequently, the relative abundance of subterranean species must be solved in further studies using improved methods.

(1) Contribution No. 476 from the Zoological Institute, Faculty of Science, Hokkaido University, Sapporo, Japan.

(2) Studies on the ecological distribution of ants in Hokkaido, I.

II.—DESCRIPTION OF THE AREA STUDIED

Topographically, Sapporo and its vicinity is mostly located on the Ishikari Lowland Zone, which exists between the two mountainous

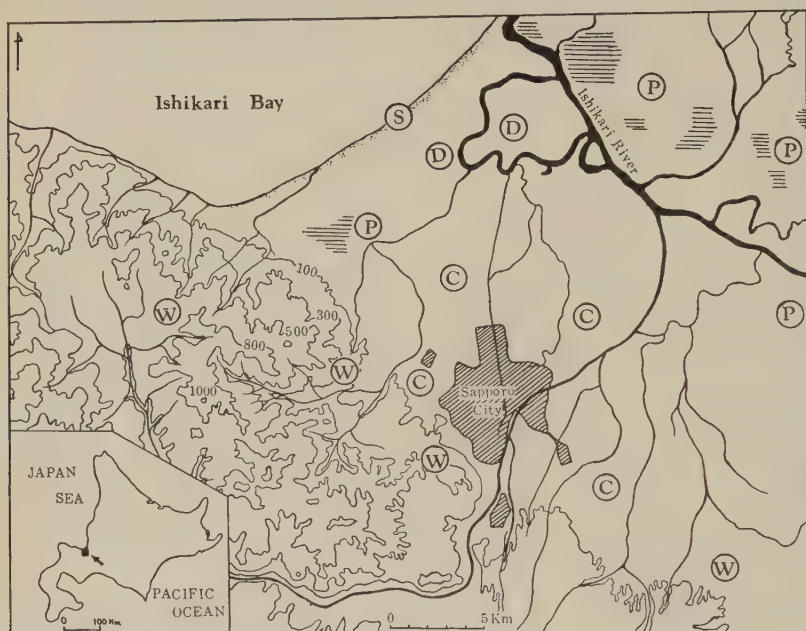


FIG. 1. — General topography of Sapporo and its vicinity. C : Crop field ; D : Damp ground ; P : Peat bog ; S : Sand dune ; W : Woodland.

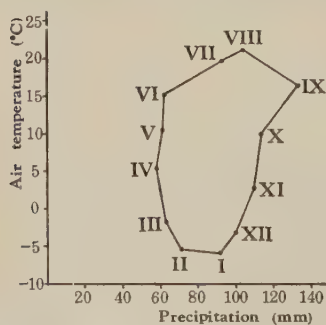


FIG. 2.

FIG. 2. — Climograph of Sapporo.

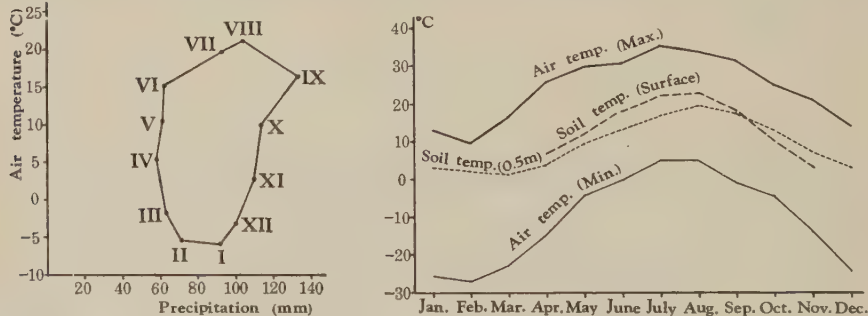


FIG. 3.

FIG. 3. — Annual changes of monthly air and soil temperature (From *Climate of Hokkaido*, published by Sapporo Region Meteor. Observatory (1952). Measured during last 60 years.

regions of Hokkaido, the mainbody of the island and the Oshima Peninsula; it faces the Japan Sea westwards with a narrow seashore belt, and is fringed by old volcanic zones in the south-western boundary. This

zone lies ecologically near the northernmost border of the Temperate Deciduous Forest Biom, possessing, in general, elms (*Ulmus propinqua*, *U. laciniata*), maples (*Acer Mono*, *A. Mayri*, *A. ornatum*) and lindens (*Tilia japonica*, *T. Maximowicziana*) as dominants (TATEWAKI, 1958). Through extensive cultivation, such original vegetation now has either retreated to the fringing mountainous zones or remains in the plain only in a few limited reserves. The greater part of area is being replaced by cropfield and urban districts as shown in Fig. 1. But considered *microscopically*, the area contains varieties of local diversities which enable numerous ant species to find habitats.

The main climatic features of the area are visualized from Figs. 2 and 3. Due to the long and severe winter and instable spring weather, the outer activities of ants are almost confined to the period from early May to late September, which means that both air and soil temperature exceed 10°C.

III.—SPECIES COLLECTED IN THE AREA

As listed in Table I, 28 forms, including subspecies and varieties, were collected from the area, all being typical palaearctic elements. Thanks to the kind advices by Prof. K. YASUMATSU, the specific names were partly revised from those cited in the preliminary paper, but there are still some species of which correct nomenclatorial solution remains for the future. For instance, the name *Camponotus caryae quadrinotatus* Forel and *Lasius niger* var. *alieno-niger* Forel repeatedly appeared in the earlier papers concerning Japanese ant fauna. But there occurs no Japanese species which corresponds to *Camp. caryae quadrinotatus*. The name *L. niger* var. *alieno-niger* was regarded as synonymous to *L. niger* (Linnaeus) by WILSON (1955), whose opinion is followed in the present paper. Moreover, the name *Lasius emarginatus* (OLIVIER) was adopted after WILSON, but the specific characters of the population in Sapporo do not always agree with those given in his description.

Ant species hitherto recorded from Hokkaido are about 50 (including infraspecific categories) (TERANISHI, 1929 *a, b*, 1932, KÔNO and SUGIHARA, 1939, MORISITA, 1945 *b*, KOGURE, 1953, 1955). More than half of them were discovered from the Ishikari Lowland Zone. Furthermore, the occurrence of several other species is likely to be found after earlier announcements.

IV.—DISTRIBUTION IN VARIOUS HABITATS

4.1 Classification of habitats.—The classification of habitats is a troublesome problem. Any systems inevitably savour of arbitrariness when it comes to considering the occurrence of transitional gradations

TABLE I. — SPECIES DISCOVERED IN SAPPORO AND ITS VICINITY, TOGETHER WITH THEIR RELATIVE ABUNDANCE IN VARIOUS HABITATS.

ORDER OF ABUN- DANCE.	SPECIFIC NAME.	ABBRE- VIATION.	RELATIVE ABUNDANCE IN EACH HABITAT*.							TOTAL (%).
			BS	BA	SH	PT	HG	WM	WL	
18	<i>Ponera scabra</i> Wheeler	(P)	9 (2)	1 (1)			4 (3)		4 (2)	18 (1.30)
6	<i>Myrmica ruginodis</i> Nylander	(M)	5 (2)	12 (6)			55 (10)		13 (6)	103 (6.24)
3	<i>M. lobicornis</i> var. <i>yessensis</i> Forel	(Mu)	27 (9)	67 (9)		25 (11)	14 (6)			160 (10.80)
8	<i>Aphaenogaster famelica</i> (F. Smith)	(A)	4 (3)	11 (4)	7 (4)		2 (2)	22 (8)	33 (11)	79 (5.45)
7	<i>Pheidole fervida</i> Smith	(Ph)		4 (3)	16 (7)		18 (6)	13 (7)	23 (5)	81 (5.50)
13	<i>Tetramorium caespitum</i> (Linné)	(T)	3 (1)	6 (3)	27 (7)					36 (2.16)
16 a	<i>Leptothorax spinosior</i> Forel	(Lt)	15 (5)	9 (3)			2 (1)	2 (2)		28 (1.89)
26 a	<i>Crematogaster laboriosa</i> Smith	(Cr)							1 (1)	1 (0.07)
25	<i>Solenopsis fugax</i> Latreille	(S)	2 (2)							2 (0.15)
23 b	<i>Vollenhovia emeryi</i> Wheeler	(V)		2 (2)					3 (3)	5 (0.35)
23 a	<i>Dolichoderus quadripunctatus sibiricus</i> Emery	(D)								
4 a	<i>Paratrechina flavipes</i> (F. Smith)	(Pa)	16 (3)	35 (9)	4 (2)		30 (9)	2 (1)	3 (2)	5 (0.35)
22	<i>Lasius umbratus</i> (Nylander)	(Lu)					2 (2)	8 (5)	21 (9)	114 (7.81)
4 b	<i>L. flavus</i> (Fabricius)	(Lf)						4 (3)	1 (1)	7 (0.47)
12	<i>L. brunneus</i> (Latreille)	(Lb)		3 (2)	7 (3)	77 (42)	21 (7)	6 (4)		114 (7.90)
45	<i>L. emarginatus</i> (Olivier)	(Le)						11 (7)	24 (10)	35 (2.36)
21	<i>L. alienus</i> (Förster)	(La)	29 (4)	3 (2)	1 (1)					29 (1.86)
2	<i>L. niger</i> (Linné)	(L)	33 (11)	45 (11)	45 (12)		10 (6)	51 (12)	4 (3)	8 (0.54)
16 b	<i>L. fuliginosus</i> (Latreille)	(Lg)					1 (1)	14 (7)	26 (10)	210 (14.22)
19	<i>L. spathepus</i> Wheeler	(Ls)		2 (1)	1 (1)		1 (1)	6 (2)	4 (3)	28 (1.89)
11	<i>Camponotus obscuripes</i> Mayr	(C)			2 (2)		1 (1)	6 (3)	27 (11)	13 (0.88)
9	<i>C. herculeanus japonicus</i> Mayr	(Cj)	16 (8)	9 (1)	10 (3)		11 (4)	7 (4)		36 (2.44)
26 b	<i>C. yessensis</i> Teranishi	(Cy)						1 (1)		53 (3.49)
26 c	<i>C. kiusiuenis</i> Santschi	(Ck)						1 (1)		1 (0.07)
20	<i>C. caryæ quadripunctatus</i> Forel	(Cc)						1 (1)	7 (4)	1 (0.07)
1	<i>Formica fusca japonica</i> Motschulsky	(F)	51 (12)	79 (12)	66 (11)		13 (5)	3 (2)		10 (0.68)
14	<i>F. sanguinea</i> var. <i>fusciceps</i> Emery	(Fs)	2 (1)	25 (8)	4 (3)			24 (8)		233 (15.58)
10	<i>F. truncorum yessensis</i> Forel	(Fy)	8 (1)	17 (1)	9 (3)		2 (2)	14 (2)		31 (2.10)
										50 (3.38)
Total number of species in each habitat (28 spp. in total)			14	17	15	2	15	20	16	1491

* Number of colonies discovered by the unit-interval sampling and (in parentheses) number of samples in which the species was discovered. Species discovered only by the qualitative observation are indicated in italic letters.

ABBREVIATED NAME.	SURFACE VEGETATION.	NONLIVING SURFACE COVERAGE.	SURFACE INSULATION.	SOIL TYPE.	HUMIDITY.	RELATIVE SIZE WITHIN THE AREA STUDIED.	INTERFERENCE OF HUMAN ACTIVITIES.	EXAMPLES.
BS	very sparse	pebbles, stones and sparse decaying matter	large	sand	arid	small but relatively frequent as scattered areas	relatively weak	bare sand dunes, river-sides
BA	sparse	sparse pebbles and decaying matter	large	loam and clay with a slight mixture of humus	arid	large	generally large	crop fields, roadsides
SH	relatively dense	decaying matter and sparse pebbles	rather small but variable	sand	moderate to semi-arid	small but relatively frequent as scattered areas	moderate but variable	seashore
PT	dense	abundant decaying matter	weak	peat	very humid, exceptionally moderate	small	weak so far as not cultivated	peat bogs
HG	fairly dense	abundant decaying matter, rarely sparse pebbles and logs	weak	loam, clay and humus	rather humid	large	moderate to strong	pasture and meadows (herby or grassy land)
WM	dense both herbs and shrubs, exceptionally sparse	abundant decaying matter including logs	weak	loam, clay and humus	moderate to humid	large as many scattered areas	indistinct	wood margins and scrubs
WL	either dense tree sparse floor vegetation or sparse tree and dense floor	abundant decaying matter including logs	very weak	loam, clay and humus	humid	relatively small	weak	woods or forests

among major types. Some attempts made by earlier writers are briefly cited herewith:

GÖSSWALD (1932): *Central Main Region, Germany*. Ten major Facies (Laubwald, Mischwald, Nadelwald, Steinöden des Hauptmuschelkalkes, Steinöden des Wellenkalkes u. Anhydrites, (Edgebiet des Plattensandsteins, Wiesen, Feldbaugebiete, Obst- u. Gartenbaugebiete und Weinberge) and nine undergrounds (Hauptmuschelkalk, Wellenkalk, Plattensandstein, Anhydrit, Sand, Waldboden, Lettenkole, Löss und Röt).

TALBOT (1934): *Chicago Region*. Ten ecological stages (beach, fore dunes, poplar dunes, pine dunes, black oak dunes, red-white oak dunes, mixed oak woods on clay, oak-maple woods on sand, beech-maple climax and prairie) based upon the substratal conditions and succession of plant community.

GÆTSCH (1937): *Islands Capri and Ischia, Gulf of Naples*. Four natural (Steinwüste, Strauchsteppe, Macchia and Sandwüste) and one artificial biotopes (Kulturlands) mainly based upon climatic conditions such as insolation, wind, moisture, etc.

GREGG (1944): *Chicago Region*. Thirteen ant-plant communities (Prairie-meadowpasture, Fore-dune-cottonwood, Coniferous dune, Black oak dune, Mesophytic dune ravine forest, Mixed oak forest, Oak-hickory forest, Beech-maple forest, Bog forest, Floodplain forest, Forest margin, Marsh, and Railway and Roadside).

MORLEY (1955): *Without reference to the particular area*. Six habitats (Bogs, swamps and rotted wood, Soil (neither extremely dry nor extremely damp), Very dry soil, Forest or woodland, Cosmopolitan (human habitations and countryside), and Mountains (over 6,500 feet) based upon the difference of nest sites.

In referring to these earlier contributions, the writer divided the area now under study into seven typical habitats as in Table II, mainly based upon the nature of vegetation and substratum.

4.2 General pattern of distribution.

—The number of colonies obtained by the unit-interval method in each habitat may reflect a general tendency of the distribution of various species. As seen in Table I, *Formica fusca japonica*, *Lasius niger* and *Myrmica lobicornis* var. *jessensis* are obviously the most dominant species in the area studied, supplying 40.6 % of the total colonies discovered. Although less abundant, *Paratrechina flavipes*, *Lasius flavus*, *Myrmica ruginodis*, *Pheidole fervida*, *Aphaenogaster famelica* and much

Crematogaster laboriosa.

Lasius emarginatus.

Camponotus yessensis.

Formica sanguinea var. *fusciceps*.

Lasius alienus.

Myrmica ruginodis.

Lasius flavus.

Lasius fuliginosus.

Vollenhovia emeryi.

Formica fusca japonica.

Pheidole fervida.

Leptothorax spinosior.

Dolichoderus quadripunctatus sibiricus.

Aphaenogaster famelica.

Myrmica lobicornis var. *jessensis*.

Lasius spathepus.

Lasius umbratus.

Ponera scabra.

Paratrechina flavipes.

Formica truncorum yessensis.

Camponotus obscripes.

Lasius niger.

Tetramorium caespitum.

Lasius brunneus.

Camponotus herculeanus japonicus.

Camponotus caryæ quadrinotus.



FIG. 4. — The distribution of various species in each habitat, together with preference of nest sits.

TABLE III. — CORRELATION INDICES BETWEEN RELATIVELY

SPECIES.	Nf/nFH						
	BS	BA	SH	PT	HG	WM	WL
<i>Ponera scabra</i>	0.25	0.13			0.37		0.25
<i>Myrmica ruginodis</i>	0.09	0.18	0.12		0.31	0.12	0.18
<i>M. lobicornis</i> var. <i>jessensis</i>	0.21	0.21	0.14	0.26	0.14	0.04	
<i>A. famelica</i>	0.09	0.12	0.12		0.08	0.25	0.34
<i>Pheidole fervida</i>		0.19	0.23		0.19	0.23	0.16
<i>Tetramorium cæspitum</i>	0.10	0.30	0.60				
<i>Leptothorax spinosior</i>	0.45	0.27			0.10	0.18	
<i>D. quadripunctatus sibiricus</i>						0.33	0.67
<i>Paratrechina flavipes</i>	0.08	0.24	0.07		0.24	0.13	0.24
<i>Lasius umbratus</i>					0.33	0.50	0.17
<i>L. flavus</i>		0.07	0.11	0.43	0.25	0.14	
<i>L. brunneus</i>						0.41	0.59
<i>L. emarginatus</i>	1.00						
<i>L. alienus</i>		0.30	0.20				0.50
<i>L. niger</i>	0.18	0.18	0.19		0.10	0.19	0.16
<i>L. fuliginosus</i>					0.09	0.54	0.37
<i>L. spathepus</i>		0.14	0.14			0.29	0.43
<i>Camponotus obscripes</i>			0.12		0.05	0.18	0.65
<i>C. herculeanus japonicus</i>	0.40	0.05	0.15		0.20	0.20	
<i>C. caryæ quadrinotatus</i>						0.33	0.67
<i>Formica fusca japonica</i>	0.25	0.25	0.23		0.10	0.17	
<i>F. sanguinea</i> var. <i>fusciceps</i>	0.08	0.67	0.25				
<i>F. truncorum yessensis</i>	0.11	0.11	0.34		0.22	0.22	

ABUNDANT SPECIES AND HABITAT (ABBREVIATIONS IN TEXT).

c/f							c/C							THE WHOLE AREA C/F
BS	BA	SH	PT	HG	WM	WL	BS	BA	SH	PT	HG	WM	WL	
4.5	1.0			1.3		2.0	0.50	0.06			0.22		0.22	2.4
2.5	2.0	2.3		5.5	2.2	2.2	0.04	0.12	0.09		0.53	0.09	0.13	3.2
			2.3	2.3	1.0		0.17	0.41	0.16	0.16	0.09	0.01		3.7
1.3	2.7	1.7		1.0	2.8	3.0	0.05	0.14	0.09		0.02	0.28	0.42	2.5
	1.8	2.3		3.0	1.9	4.6		0.14	0.20		0.22	0.16	0.28	2.6
3.0	2.0	3.9					0.08	0.19	0.75					3.3
3.0	3.0			2.0	1.0		0.54	0.32			0.07	0.07		2.5
					2.0	1.5						0.40	0.60	1.7
5.3	3.9	2.0		3.3	1.6	2.3	0.14	0.31	0.04		0.26	0.07	0.18	3.1
				1.0	1.3	1.0					0.28	0.57	0.15	1.2
	1.5	2.1	6.4	3.0	1.5			0.04	0.06	0.67	0.18	0.05		4.1
					1.6	2.4						0.31	0.69	2.1
7.2							1.00							7.2
	1.5	1.0				1.3		0.37	0.13				0.50	1.3
3.0	4.1	4.5		1.7	4.2	2.6	0.16	0.21	0.21		0.06	0.24	0.12	3.5
				1.0	2.0	2.6					0.04	0.50	0.46	2.2
	2.0	1.0			3.0	1.3		0.15	0.08			0.46	0.31	1.9
		1.0		1.0	2.0	2.5			0.05		0.03	0.17	0.75	2.1
2.0	9.0	3.3		2.7	1.7		0.30	0.17	0.19		0.21	0.13		2.7
					1.5	1.7						0.30	0.70	1.6
4.2	6.6	6.0		2.6	3.0		0.22	0.34	0.28		0.06	0.10		4.8
2.0	3.1	1.3					0.06	0.81	0.13					2.6
8.0	17.0	3.0		1.0	7.0		0.16	0.34	0.18		0.04	0.28		5.6

less frequent however, *Camponotus herculeanus japonicus* can be also regarded as a common species. The distribution of colonies in various habitats is illustrated in Fig. 4, together with the relative preference of nest sites discussed later. Among species presented in the figure, no definite conclusion can be reached concerning those such as *Vollenhovia emeryi*, *Crematogaster laboriosa*, and *Camponotus yessensis*, which were found only once or twice throughout the whole investigation. Excluding them, further analyses were developed to clarify three aspects: habitat preference and distribution pattern of each species, and characterization of each habitat.

4.3 Habitat preference and distribution pattern of each species.

Habitat preference is measured either by the numerical size of colony or frequency of discovery in each habitat. The correlation index between species and habitat is expressed by the following formula: $(Nf)/(nFH)$, where f is the numbers of samples of each habitat in which the species was found, F the total number of samples in which the species was found, N and n the number of total samples ($= 84$) and of samples in each habitat ($= 12$ in every case) respectively, and H the number of habitats ($= 7$) distinguished in the area studied. If the values of $(Nf)/(nFH)$ reaches the maximum (1.0), it means the highest degree of correlation, namely, the strong preference of the species concerned for a particular habitat. The more the value deviates from 1.0, the more the tolerance range of preference increases.

The colony ratio, c/C , and the patched degree of distribution of colonies in each habitat, c/f , also serve as correlation indices of the colony distribution, where c and C are the numbers of colonies found in each habitat and in the whole area respectively, and f as in above. The value of c/C signifies a ratio of relative abundance of colonies in each habitat, the maximum value (1.0) means that the colonies were discovered in one habitat alone. The values of these indices in relatively abundant species are presented in Table III.

From the values of the correlation index $(Nf)/(nFH)$ various species can be classified into the following three major categories, in which highly preferred habitats are shown by gothic letters:

I.—SPECIES FOUND MAINLY FROM ONE HABITAT ALONE.—1) Those not found from other habitats. *Lasius emarginatus* (**BS**). 2) Those only rarely found from other habitats. *Tetramorium caespitum* (**BS**, **BA**, **SH**), *Formica sanguinea* var. *fusciceps* (**BS**, **BA**, **SH**), *Myrmica ruginodis* (**BS**, **BA**, **SH**, **HG**, **WM**, **WL**).

II.—SPECIES FOUND MAINLY FROM TWO HABITATS.—1) Those not found from other habitats. *Dolichoderus quadripunctatus sibiricus* (**WM**, **WL**), *Lasius brunneus* (**WM**, **WL**), *Camponotus caryæ quadrinotatus* (**WM**, **WL**). 2) Those found also from other habitats. *Ponera scabra* (**BS**, **BA**, **HG**, **WL**), *Leptothorax spinosior* (**BS**, **BA**, **HG**, **WM**), *Lasius*

umbratus (HG, WM, WL), *L. flavus* (BA, SH, PT, HG, WM), *L. alienus* (BA, SH, WM, WL), *L. fuliginosus* (HG, SH, WM, WL), *Camp. obscripes* (SH, HG, WM, WL), *L. spathepus* (BA, SH, WM, WL).

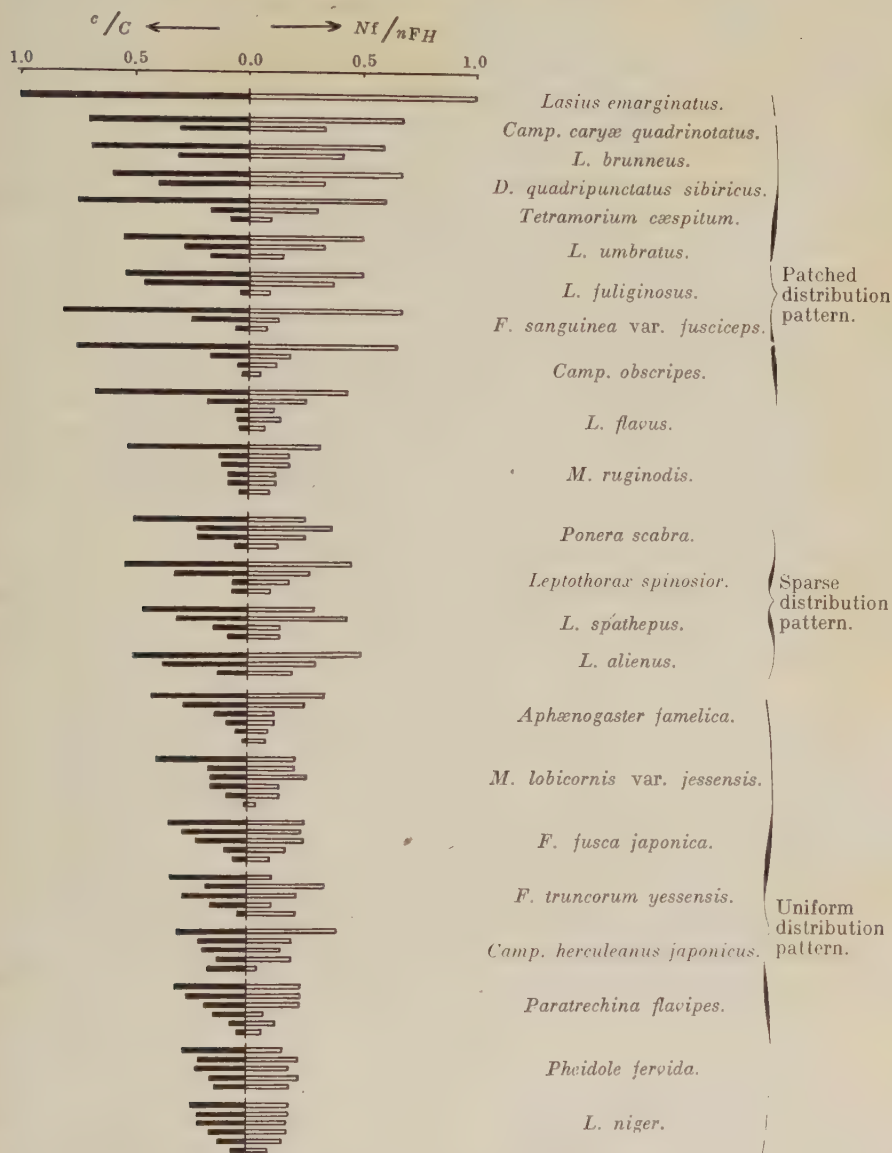


FIG. 5. — The values of indices c/C and Nt/n_{FH} in various species. Each histogram corresponds to the value of two indices in the habitats.

III.—SPECIES FOUND FROM MORE THAN TWO HABITATS. 1) Those with a relatively definite habitat preference. *Aphænogaster famelica* (BS, BA, SH, HG, WM, WL), *Formica truncorum yessensis* (BA, BS, SH, HG, WM),

F. fusca japonica (BS, BA, SH, HG, WL), *Camp. herculeanus japonicus* (BS, BA, SH, HG, WM). 2) Those with a wide tolerance range of habitat preference. *Myrmica lobicornis* var. *jessensis* (BS, BA, SH, PT, HG, WM), *Pheidole fervida* (BA, SH, HG, WM, WL), *Paratrechina flavipes* (BS, BA, HG, WM, WL), *Lasius niger* (BS, BA, SH, HG, WM, WL).

The distribution pattern of each species is characterized also from the values of correlation indices in Table IV and Fig. 5; the following three main categories of distribution pattern are differentiated:

TABLE IV. — NUMBER OF HABITATS OF EACH SPECIES CONCERNED TO RANGE OF THE CORRELATION INDICES, c/f and C/F .

$c/f \geq C/F$	$c/f > C/F$	$c/f = C/F$	$c/f < C/F$	SPECIES.
0	0	1	0	<i>L. emarginatus</i>
0	1	0	1	<i>D. quadripunctatus sibiricus</i> , <i>L. brunneus</i> , <i>Camp. caryæ quadri-notatus</i>
0	1	0	2	<i>L. umbratus</i> , <i>L. fuliginosus</i> , <i>F. sanguinea</i> var. <i>fusciceps</i>
0	1	0	3	<i>Camp. obscripes</i>
0	1	0	4	<i>L. flavus</i>
1	0	0	5	<i>M. ruginodis</i>
0	2	0	1	<i>T. cæspitum</i>
1	0	0	3	<i>Ponera scabra</i>
0	1	1	1	<i>L. alienus</i>
0	2	0	2	<i>L. spathepus</i> , <i>Leptothorax spinosior</i>
0	2	0	3	<i>F. fusca japonica</i>
1	1	0	3	<i>Pheidole fervida</i>
1	1	0	4	<i>M. lobicornis</i> var. <i>jessensis</i>
1	1	1	2	<i>Camp. herculeanus japonicus</i>
1	2	0	2	<i>F. truncorum yessensis</i>
0	3	0	3	<i>A. famelica</i> , <i>Para. flavipes</i> , <i>L. niger</i>

I.—PATCHED DISTRIBUTION PATTERN.—1) Species of typically patched distribution pattern *L. emarginatus*, *L. fuliginosus*, *L. umbratus*, *L. brunneus*, *D. quadripunctatus sibiricus*, *Camp. obscripes*, *Camp. caryæ quadri-notatus*, *T. cæspitum*, *F. sanguinea* var. *fusciceps*. 2) Species of modified patched distribution *M. ruginodis*, *L. flavus*.

II.—SPARSE DISTRIBUTION PATTERN.—*Ponera scabra*, *L. spathepus*, *L. alienus*, *Leptothorax spinosior*.

III.—UNIFORM DISTRIBUTION PATTERN.—1) Species of typically uniform distribution pattern *Pheidole fervida*, *Paratrechina flavipes*, *L. niger*. 2) Species of modified uniform distribution pattern *M. lobicornis* var. *jessensis*, *A. famelica*, *Camp. herculeanus japonicus*, *F. fusca japonica*, *F. truncorum yessensis*.

About half of the various species belong to the patched distribution

pattern, indicating a narrow tolerance range of habitat preference. The most typical example is *Lasius emarginatus*, of which all 29 colonies were found exclusively in BS, at the riverside of Monami Park near Sapporo, possessing the maximum values of two indices, $(Nf)/(nFH)$ and c/C . Although *Lasius flavus* and *Myrmica ruginodis* were found from various habitats, the fairly high values of $(Nf)/(nFH)$ and c/C were obtained in one particular habitat (0.43-0.67 and 0.31-0.53, respectively). On account of this fact, these two species were classified under the modified patched distribution. The sparse distribution pattern was applied to relatively scarce species, of which colonies were found in one or two habitats alone. As illustrated in Figure 5, *Leptothorax spinosior* and *Lasius alienus* are similar in the values of c/C and $(Nf)/(nFH)$ to the species of the patched distribution pattern, but not typical. On the other hand, *Ponera scabra* and *Lasius spathepus* exhibit a pattern rather resembling the uniform distribution pattern but the number of colonies is extremely less than that of species belonging to the latter category. Hence the sparse distribution pattern includes two subpatterns which are heterogeneous in their nature. The most species classified under the uniform distribution pattern possess a wide tolerance range of habitat preference and a large number of colonies in various habitats. These characters are typically presented by *Pheidole ferox*, *Paratrechina flavipes* and *Lasius niger*, while a modification of this characteristic pattern is seen in five other species, which show a tendency to group into the patched distribution on account of their slightly narrow tolerance range. The values of correlation indices c/C and Nf/nFH in the uniform pattern did not exceed 0.4 and mostly fluctuated between 0.1 and 0.2.

The distribution pattern can be also analysed from the comparison between c/f and C/F . If the number of habitats in which $c/f > C/F$, (h_1), is less than those being $c/f < C/F$, (h_2), this indicates a tendency toward patched distribution, while the reverse ratio suggests the uniform pattern. This index, (h_1/h_2) , can be applied, however, to the relatively abundant species alone. According to Table IV, three distribution patterns show the following range of h_1/h_2 : patched distribution pattern — $1/1$ — $1/5$, $2/1$; sparse distribution pattern — $1/1$, $1/3$, $2/2$; uniform distribution pattern — $2/2$ — $2/4$, $3/2$ — $3/3$.

Thus the various aspects of distribution patterns corresponding to the habitat types are given by these five indices, $(Nf)/(nFH)$, c/C , c/f , C/F and h_1/h_2 .

4.4 Characterization of habitats.—The characterization of habitats differently utilized among various species is the reciprocal approach of habitat preference analysis. According to the occurrence probability method of KATÔ, MATSUDA and YAMASITA (1952), the ratio of number of colonies occupied by various species was calculated in each habitat, together with its confidence interval within 95 % reliability.

In Fig. 6, the results are shown with the confidence interval in each

species. When the low confidence limit of the colony ratio of one species exceeds the upper confidence limit of the mean colony number (expressed in the figure as a vertical broken line), such species was regarded as dominant species in each habitat: BS - - - *F. fusca japonica*, *L. niger*; BA - - - *F. fusca japonica*, *M. lobicornis* var. *jessensis*, *L. niger*; SH - - - *F. fusca japonica*, *L. niger*; PT - - - *L. flavus*; HG - - - *M. ruginodis*, *Para. flavipes*; WM - - - *L. niger*; WL - - - *Aphænogaster famelica*.

The various habitats were arranged in the descending order of number of colonies and species (*c*, *s* respectively) and of the values of the ratio *c/s*, so the following three series were obtained:

c series - - - BA > SH > BS > WL > WM > HG > PT

s series - - - WM > BA > WL > SH = HG > BS > PT

c/s series - - - PT > BA > BS > SH > WL > HG > WM.

From these series, it is recognized that the richness in number of species does not always correspond to that of number of colonies. The ratio *c/s* is overwhelmingly large in PT, apparently caused by the peculiar environmental conditions, which permit only two species as the constant inhabitants. Excluding this peculiar case, the high value of *c/s* in BA is due to the abundance of dominant species, *Formica fusca japonica*, *Myrmica lobicornis* var. *jessensis* and *Lasius niger* in comparison with other relatively scarce species. A diametrically opposite case is shown by WM, where the dominancy gradient is less steep and number of species was relatively large. From *c*-order mentioned above, the density of colonies is the highest in BA, the most suitable and flourishing habitat for both dominant and subordinate species, and very low in PT and HG, suggesting severe environmental resistance and lack of other nest sites. The further characterization of habitats, except PT, was made by using MOTOMURA's law of geometric series given by a formula: $\log y + ax = b$ (MOTOMURA, 1932), where *y* is the number of colonies, *x* the rank of the colony number among species and *a* and *b* are constants specific to each case; the results are illustrated in Fig. 7.

The value of $|a|$, the steepness of the regression line given in the figure, serves as an index of the complexity of each assemblage. Namely, the higher values of $|a|$ mean a simple composition with definite dominant species. Consequently, from the value of *a* given in Fig. 7, the following series of complexity degree is obtained: WM > WL > BA > BS > SH > HG. WM and WL contain the most complex assemblage with a relatively low colony density. Hence these woodland habitats are characterized by the diversity of environmental structure which attracts numerous species, rather than by the peculiar suitability to any particular species. The opposite picture is shown by HG and SH which are characterized by the general environmental severity for the most species. However, SH is preferred and well utilized by a few species, while HG possesses no marked dominant species. Hence two habitats occupy the intermediate position between WM, WL and BS, BA. The value of *b* approximately derived from the regression line in Fig. 7 can be

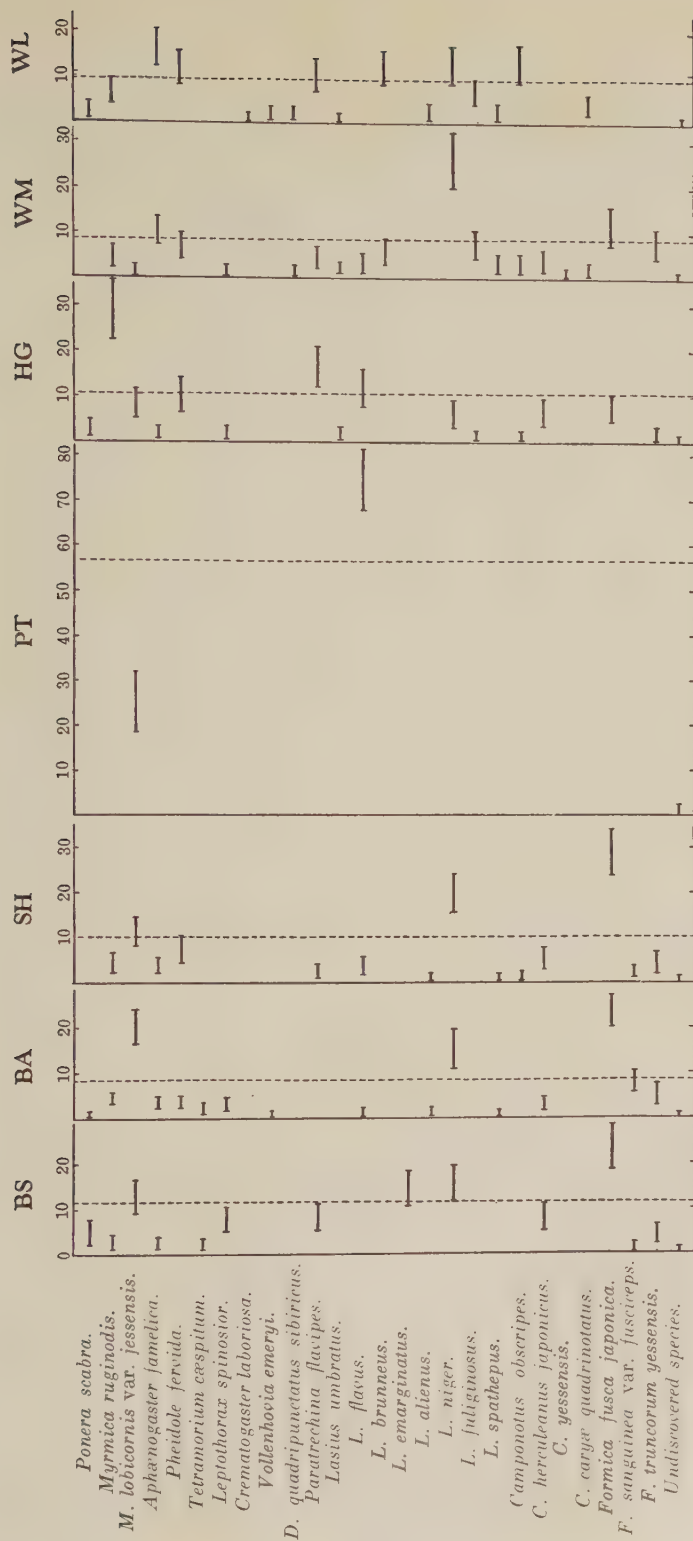


Fig. 6. — The colony ratio of each species in various habitats, shown by bar with the confidence range in 95 % reliability (*Abscissa*: the ratio expressed in %; *Vertical broken line*: the upper confidence limit of mean colony number).

accepted as the index of the population density of the assemblage as noticed by KATÔ and TORIUMI (1950). For instance, the series of b value, $BA > SH > BS > HG > WL > WM$, nearly resembles that of c/s

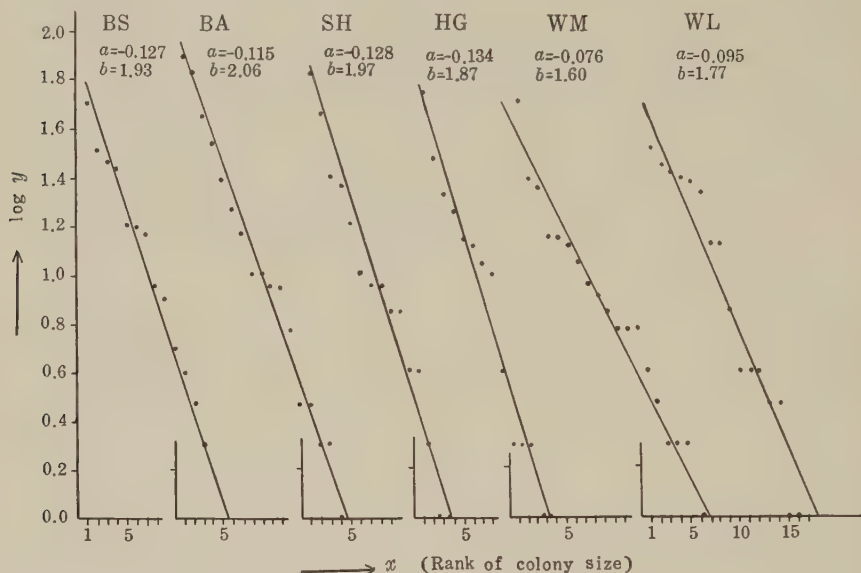


FIG. 7. — Comparison of assemblage complexity in various habitats. Each regression line was derived from the law of geometric series (See in text).

order except for two instances, SH-BS and HG-WL. Therefore, the colony density correlates to the abundance of vegetation, that is, the density is higher in sparsely vegetated habitats and lower in woodland ones.

V. — NEST SITE PREFERENCE

The distribution of various species in each habitat distinguished in the above section may indicate the general habitat preference by various species. On the other hand, the preference of nest site often deals with more confined microhabitats and occasionally shows a different tendency from that in the habitat preference. There is still no unitary classification of the nest sites of ants, although some writers have attempted to classify them: GÖSSWALD (1932), STEINNESTER, HOLZNESTER u. KUPPELBAUTEN; TALBOT (1934), log (L), soil (S), both log and soil (SL); DENNIS (1938), in weed and grass stems, in logs, stumps, in dead wood of standing trees, under stones, in ground, etc. In the present paper, the nest sites were distinguished and abbreviated as follows:

s: in exposed sandy surface; \bar{s} : in shaded sandy surface; l: in exposed loam or clay surface; \bar{l} : in shaded loam or clay surface; u: under stones;

TABLE V. — AVAILABILITY AND PREFERENCE OF NEST SITE IN EACH HABITAT.

n: number of samples in which nest sites occurred; *c*: colony number; *s*: species number; A: availability of nest sites: inexhaustible (++), abundant (+), less abundant (±), scarce or absent (—).

NEST SITE.	A							n							s							c						
	BS	BA	SH	PT	HG	WM	WL	BS	BA	SH	PT	HG	WM	WL	BS	BA	SH	PT	HG	WM	WL	BS	BA	SH	PT	HG	WM	WL
s	++	—	+	—	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	9	—	—	—	—	—	—	71	—	—	—	—	—	—
s	—	—	++	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	11	—	—	—	—	—	—	110	—	—	—	—	—
l	—	++	—	—	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	11	—	—	—	—	—	165	—	—	—	—	—	—
l	—	—	—	—	±	+	+	—	—	—	—	—	3	7	—	—	—	—	—	4	6	—	—	—	—	—	7	29
u	++	+	+	—	±	+	±	11	8	2	—	4	5	4	12	12	2	—	7	7	3	93	45	4	—	41	29	4
m	±	±	+	++	+	++	++	5	6	8	8	8	11	10	6	10	6	2	6	9	6	17	22	21	16	63	32	34
r	—	±	+	++	+	++	++	10	12	12	3	12	5	3	9	14	11	2	12	9	3	34	103	74	5	110	21	3
p	—	—	—	++	—	—	—	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	81	—	—	—
n	—	—	—	—	±	++	++	—	1	—	—	1	11	12	—	—	1	—	1	14	11	—	—	2	—	1	83	86
d	±	±	+	±	+	+	++	2	2	6	—	1	11	10	1	1	5	—	1	9	9	3	2	18	—	1	29	38
w	—	—	±	—	±	+	++	—	—	—	—	—	2	5	—	—	—	—	—	2	4	—	—	—	—	—	4	13

m: under accumulations of humus and other debris; r: around the roots of grasses and herbs; p: in peat; n: around the roots of living trees; w: in trunks of living trees; d: in decayed stumps or fallen logs.

Many of these nest sites naturally have definite relations to each habitat respectively as presented in Table V.

5.1 Degree of utilization.—The availability of various nest sites differs within and among each separate habitat. As represented in Table V, s and u are practically inexhaustible and they are used rather indiscriminably by numerous species in habitat BS, while m and r sites are rather limited in number but distinctly preferred by several species. In BA, l is definitely preferred by two dominant species, *F. fusca japonica* and *M. lobicornis* var. *jessensis*, while r rather less abundant in this habitat, is also well utilized by dominant species, *L. niger* and *F. fusca japonica*. Other nest sites, u and m, lodge a relatively small number of colonies, but they act in BA as the cores to attract colonies of certain species which usually rather unsuitable to this habitat such as *M. ruginodis*, *A. famelica*, *Para. flavipes*, *F. truncorum yessensis*, etc., and consequently enrich the ant fauna of the habitat. In SH, the most available sites, r and \bar{s} , are preferred not only by the dominant species, *L. niger* and *F. fusca japonica*, but also by other less frequent inhabitants. A peculiar habitat, PT, provides a characteristic nest site, p, utilized by the two species, *L. flavus* and *M. lobicornis* var. *jessensis*. Owing to a relatively simple environmental structure in HG, both dominant species, *M. ruginodis* and *Para. flavipes*, and less numerous ones are obliged to use r and m, two representative nest sites in the habitat. On the other hand, the occurrence of diverse sites in WM and WL results in a marked increase of the number of species in proportion to the colony density of each species as shown by the small values of ratio *c/s* in the preceding section. *F. truncorum yessensis* is naturally an exception to this characteristic feature of woodland ant distribution, due to the peculiar life-mode characteristic of *F. rufa* group. The best nest site in WM and WL is n with its relatively shady and moist conditions, which is preferred by more than half of all wood-dwellers. But WL is one of the most unsuitable habitats for ants, especially in the darker innermost parts. Shaded bare loam or clay site, \bar{l} , mainly found by roadsides through woods is highly preferred by *A. famelica* and *Para. flavipes*, but their colonies were not always abundant in number.

From the facts mentioned above, it is suggested that the number of species in a given habitat is distinctly affected by the availability of diverse nest sites within that area.

5.2 Nest site preference of each species.—In contrast to the habitat preference, the nest site preference of each species is difficult to compare quantitatively because of the technical difficulty in measuring the frequency of nest sites within a given habitat. As seen in Table VI, however, most species tend to prefer certain characteristic nest sites. Species

TABLE VI. — COLONY NUMBER OF EACH SPECIES FOUND AT VARIOUS NEST SITES IN THE SUITABLE HABITAT.

SPECIES.	TYPE OF NEST SITE PREFERENCE.											
	ls				mu			nr		dw		
	s	\bar{s}	l	\bar{l}	p	u	m	r	n	w	d	
<i>Ponera scabra</i>	1					4	11	2				
<i>M. ruginodis</i>	1	4				6	24	55	6		7	
<i>M. lobicornis</i> var. <i>jessensis</i>	9	19	53		9	20	22	26	2			
<i>A. famelica</i>			4	14		13	15	14	10		9	
<i>Pheidole fervida</i>		2	2	3		7	31	18	12		6	
<i>Tetramorium cæspitum</i>		13	1			10	5				3	
<i>Leptothorax spinosior</i>	4		4	1		16	2	1				
<i>Crematogaster laboriosa</i>									1			
<i>Vollenhovia emeryi</i>						1	1				3	
<i>D. quadripunctatus sibiricus</i>										3	2	
<i>Para. flavipes</i>			1	12	4	30	26	32	7		2	
<i>Lasius niger</i>	4	1	3			18	37	70	29		48	
<i>L. alienus</i>								3	3			
<i>L. brunneus</i>									28	5		
<i>L. flavus</i>					72	3	22	15			2	
<i>L. emarginatus</i>	13					12		4				
<i>L. fuliginosus</i>									26	1	1	
<i>L. spathepus</i>				3				3	7			
<i>L. umbratus</i>				1				3	3			
<i>Camp. obscripes</i>				6				2	26		2	
<i>C. herculeanus japonicus</i>	10	10	7			8		15	3			
<i>C. yessensis</i>											1	
<i>C. caryæ quadrinotatus</i>										8	2	
<i>F. fusca japonica</i>	27	47	58	4		33	3	52	8		1	
<i>F. sanguinea</i> var. <i>fusciceps</i>	2	4	20			1		4				
<i>F. truncorum yessensis</i>		8				4	6	31	1			
<i>c</i>	71	110	165	36	81	186	205	350	172	17	81	
<i>s</i>	9	11	11	8	2	16	13	18	16	4	15	
Ratio <i>c/s</i> in each type	382/18				472/16			522/21		98/15		

showing a distinct preference are *D. quadripunctatus sibiricus* and *Camp. caryæ quadrinotatus* (w or d alone), *L. fuliginosus*, *L. spathepus*, *L. brunneus* and *Camp. obscripes* (mostly n), *M. lobicornis* var. *jessensis* and *F. sanguinea* var. *fusciceps* (mostly l). Especially, nest site r lodges such dwellers as *L. niger*, *M. ruginodis* and *F. truncorum yessensis*, when they are predominant. Also, many species tend to prefer u, n, especially m, suggesting the favorable nature of these shady and moist sites. Moreover, the preference of r and m by many species is significant even in the unsuitable habitats, as far as these sites exist in them (for instance, 5 colonies of *M. ruginodis* in BS and 12 colonies in BA). Contrary to these supposedly optimum sites, w seems to be an unsuitable site judging from its scarce utilization as seen in the table. The habitat PT, being highly damp and waste, is desperate in regard to the nesting conditions, which fact is substantiated by the occurrence of only two species in that relatively available situation.

From the nest site preference of 23, relatively frequent species summarized in Table VI, various nest sites are classified into four major categories: Type ls including s, \bar{s} , l and \bar{l} : characterized by excessive light intensity, low moisture relatively less food sources nearby.

Type mu including p, u, and m: characterized by remarkably weak light intensity, rather high moisture and probably adequate food sources nearby.

Type nr including n and r: characterized by weak light intensity, moderate moisture and sufficient food sources nearby.

Type dw including d and w: characterized by moderate or weak light intensity, moderate moisture and relatively much food in w but indistinct in d.

The relative preference of these types by various species is shown in Fig. 8, from which nine subtypes of nest site preference are obtained.

Finally, a few words will be offered with respect to the relationship between habitat preference and nest site preference. As seen in Table VII, the relative preference of nest sites in each habitat type is characteristic due to the differences of habitat nature and the presence of nest sites. Especially, this characteristic tendency is clearly shown in habitat types

Lasius emarginatus.

M. lobicornis var. *jessensis.*

Tetramorium cæspitum.

Camp. herculeanus japonicus.

F. fusca japonica.

F. sanguinea var. *fusciceps.*

L. flavus.

Ponera scabra.

Aphaenogaster famelica.

Pheidole fervida.

Para. flavipes.

Leptothorax spinosior.

Lasius alienus.

L. umbratus.

L. fuliginosus.

L. brunneus.

L. spathepus.

Camp. obscripes.

F. truncorum yessensis.

M. ruginodis.

L. niger.

D. quadripunctatus sibiricus.

Camp. caryæ quadrinotatus.

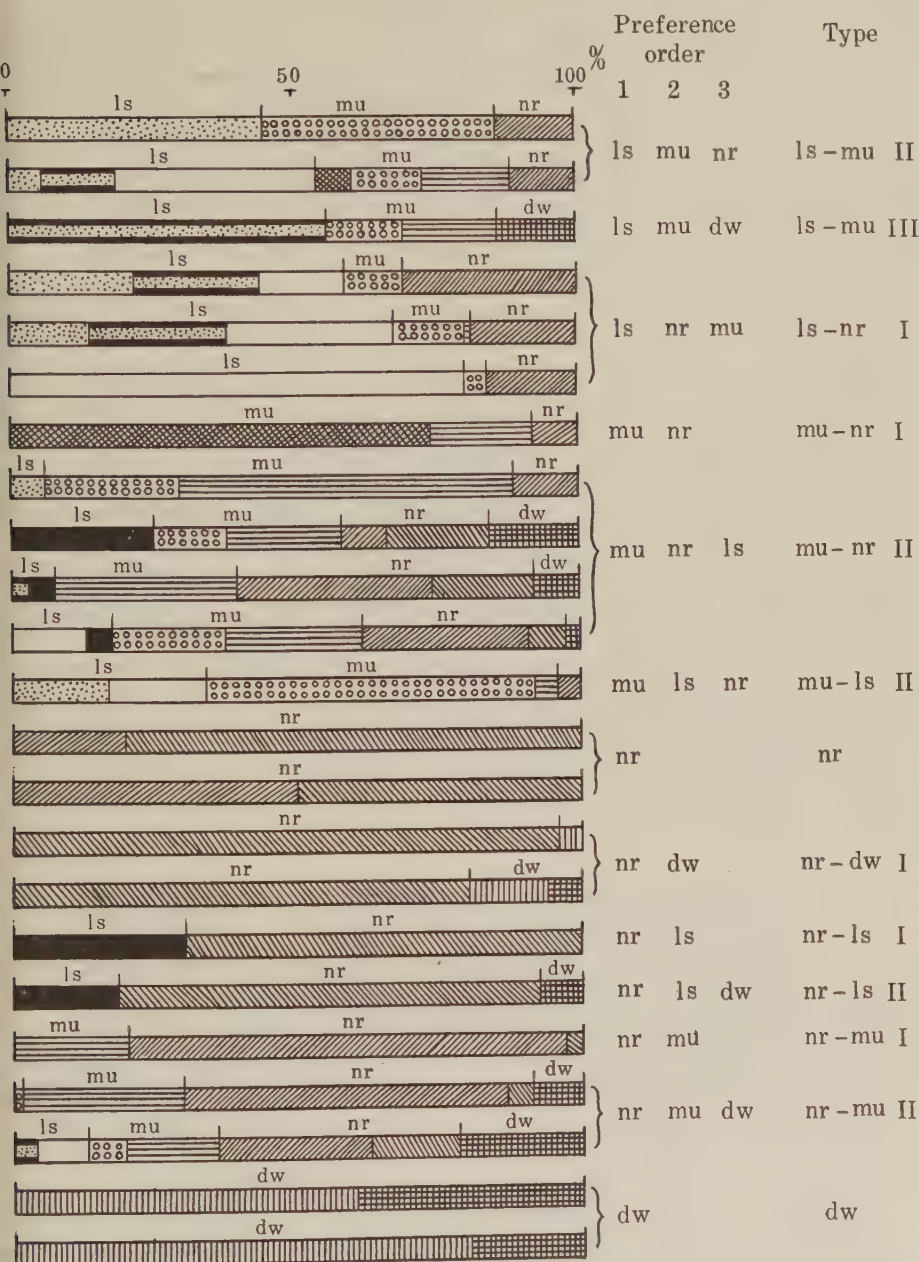


FIG. 8. — The relative occupation of preferred nest site in relatively abundant species and nine types of relative preference distinguished from the order of nest site preference.

B and P, and the correlation to habitat preference is in agreement with nest site preference. For instance, the species belonging to types ls-nr and ls-mu are characteristic of the habitat type B, except *Tetramorium*

TABLE VII. — RELATIVE PREFERENCE OF NEST SITE SHOWN BY A RATIO c/s , WHERE c AND s ARE THE NUMBER OF COLONIES AND SPECIES RESPECTIVELY IN EACH HABITAT TYPE.

HABITAT TYPE.	TYPE OF NEST SITE PREFERENCE.				RELATIVE PREFERENCE.
	ls	mu	nr	dw	
B (BS, BA)	236/13	177/15	147/15	5/1	ls — mu — nr — dw
H (SH, HG)	110/10	99/14	197/14	19/6	nr — ls — mu — dw
P (PT)	—	97/2	5/2	—	mu — nr
W (WM, WL)	36/7	99/11	197/14	84/11	nr — mu — dw — ls

cæspitum which belongs to the latter type, while type mu-nr of *Lasius flavus*, the dominant species of habitat PT, offers the conditions similar to those of habitat type P. The species belonging to type dw, *Dolichoderus quadripunctatus sibiricus* and *Camp. caryæ quadrinotatus* are clearly those characteristically found in habitat type W. Although the relative preference in habitat types H and W is respectively characteristic in each feature, various other nest sites exist and the species belonging to these types nr and dw are found in both H and W. On the other hand, the lack of correlation between habitat and nest site preference was recognized in several species such as *Ponera scabra*, *Pheidole fervida*, *Aphæno-gaster famelica* and *Paratrechina flavipes*.

VI. — DEGREE OF CO-EXISTENCE AMONG SPECIES

Up to present, the relationship between the distribution of ants and the influence of various inorganic factors have been repeatedly discussed. But the distribution can also be considered from another aspect, viz., the interspecific relationship in a given environment. Although this approach was made by BRIAN (1952, 1955), TSUNEKI and ADACHI (1954), MORISITA (1939 *a, b*), etc., as a study of *inter-relation per se*, there is no comprehensive work in which the relation was studied from the standpoint of faunal make-up. The matter interspecific relations is, however, a very complicated problem, offering a dangerous pitfalls of false interpretations even to the experienced investigators. In the present paper, the problem was treated, as a preliminary approach, from a purely phenomenal standpoint by calculating the degree of co-existence in the whole area studied as in each habitat. There are numerous gradations in the degree of co-existence, from a distinctly positive relation to a diametrically opposite one. In certain cases, the causes evoking such diverse relations can be assumed as either differences in habitat preference or interference between

	F	L	ML	Pa	Lf	M	Ph	A	Cj	Fy	C	Lb	T	Fs	Lt	Lg	Le	P	Ls	Cc	La	Lu	V	D	Cr	Cy
<i>Formica fusca japonica</i> .	—	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	—	●
<i>Lasius niger</i> .	●	—	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Myrmica lobicornis</i> var. <i>jessensis</i> .	●	●	—	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	—	—	—	—	—	—	—
<i>Paratrechina flavipes</i> .	●	●	●	—	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	—	●	●	●	—	—	—	—	—	●
<i>Lasius flavus</i> .	●	●	●	—	—	●	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Myrmica ruginodis</i> .	●	●	●	●	—	—	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pheidole ferdida</i> .	●	●	●	●	●	●	—	—	●	●	●	●	●	●	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aphaenogaster lamellica</i> .	●	●	●	●	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Camponotus herculeanus japonicus</i> .	●	●	●	●	●	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Formica truncorum jessensis</i> .	●	●	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Camponotus obscuripes</i> .	●	●	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lasius brunneus</i> .	●	●	●	●	●	●	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tetramorium caespitum</i> .	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Formica sanguinea</i> var. <i>jussiceps</i> .	●	●	●	●	●	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leptothorax spinosior</i> .	●	●	●	●	●	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lasius fuliginosus</i> .	●	●	●	●	●	●	●	●	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

○ 1-19 % ⊕ 20-39 % ⊗ 40-59 % ⊞ 60-79 % ● 80 % more

Fig. 9. — The degree of co-existence of relatively frequent 16 species (vertically arranged) over the whole area to all species discovered.

species. Some of them are briefly touched upon in the subsequent sections, but thorough clarification of the causal relations must be solved by further analyses.

6.1 Co-existence over the whole area.—The degree of co-existence of one species (A) to another (B) in the whole area is simply calculated by the formula,

$$\text{Co-existence index } Ed = 100 \cdot h/a,$$

where h and a are respectively the number of samples in which both A and B or A was discovered. The degree of co-existence of relatively abundant 16 species in proportion to all species is illustrated in Fig. 9. The highest degree of co-existence of *L. niger* with the other 15 species agrees to the wide tolerance range of habitat preference and the large number of colonies of this species. The same tendency is, though less remarkable, seen also in *Para. flavipes*. On the other hand, the degree of co-existence of the most abundant species, *F. fusca japonica* varies from case to case, apparently due to the relatively limited range of habitat preference. The higher value of Ed in the other abundant species such as *M. ruginodis*, *M. lobicornis* var. *jessensis*, *A. famelica* and *Pheidole fervida* accords to the expectation from the larger chance to co-exist with others. The interesting cases are represented by *L. flavus*, *L. brunneus*, *L. fuliginosus*, *Camp. obscripes*, *C. herculeanus japonicus*, *F. sanguinea* var. *fusciceps* and *Leptothorax spinosior*, of which Ed values are generally not too high, but characterized by a considerable degree of co-existence with certain definite species. In *Tetramorium caespitum* and *F. truncorum yessensis*, the values of Ed were less than 50 % in every case, suggesting their ecological isolation.

From the above facts, it is clear that the degree of co-existence is not always high even between dominant species in the area studied, apparently because of the differences of adaptability to various environments. Consequently, further analysis of the problem must be separately undertaken for each habitat. The following list is tentative to further causal analyses. (Rare or cryptic species omitted from the consideration are: *Ponera scabra*, *Vollenhovia emeryi*, *Crematogaster laboriosa*, *Dolichoderus quadripunctatus sibiricus*, *Lasius emarginatus*, *L. alienus*, *L. spathepus*, *L. umbratus*, *Camp. caryæ quadrinotatus*, *C. yessensis*, *C. kiusiuensis* and *Solenopsis fugax*).

1. *Species-pairs of high Ed.* *F. fusca japonica* (F)-*L. niger* (L), *F-M. lobicornis* var. *jessensis* (Ml), L-Ml, L-Para. (Pa), L-M. *ruginodis* (M), Pa-M, Pa-A. *famelica* (A), A-Camp. *obscripes* (C), C-L. *brunneus* (Lb), C-L. *fuliginosus* (Lg), *fervida* (Ph), Ml-L. *flavus* (Lf), *C. herculeanus japonicus* (Cj)-*Leptothorax spinosior* (Lt).

2. *Species-pairs of moderate Ed.* F-Pa, F-F. *sanguinea* var. *fusciceps* (Fs), Pa-Ph, M-Ph, M-A, Ph-A, Lb-Lg.

3. *Species-pairs of low Ed.* F-Lf, F-A, F-M, F-C, F-Lb, L-Lf, Ml-Pa, Ml-M, Ml-Ph, Ml-A, Ml-C, Ml-Lb, Ml-Tetramorium (T), Ml-Fs, Ml-Lg, Pa-Lf, Lf-M, Lf-Ph, Lf-A, Lf-Lb, Lf-Lt, Lf-Lg, M-F. *truncorum yessensis*

(Fy), M-C, M-T, M-Lt, C-T, C-Lt, Lb-Lt, Fs-Lt, Lt-Lg, Ph-Fy, Ph-T, Ph-Lt, A-T, A-Fs, A-Lt, Cj-Fy, Cj-C, Cj-Lb, Cj-T, Cj-Lg, Fy-C, Fy-F, Fy-Fs, Fy-Lt, Fy-Lg.

4. *Species-pairs of generally moderate or low Ed, with partially high ones.* Pa-Cj, F-Cj, F-Fy, F-T, F-Lt, F-Lg, L-Ph, L-Cj, L-Fy, L-C, L-Lb, L-T, L-Fs, L-Lt, L-Lg, Ml-Cj, Ml-Lt, Pa-Fy, Pa-C, Pa-Lb, Pa-T, Pa-Fs, Pa-Lt, Pa-Lg, M-Cj, M-Lb, M-Fs, M-Lg, Ph-C, Ph-Lb, Ph-Fs, Ph-Lg, A-Cj, A-Fy, A-Lg, A-Lb, T-Fs, T-Lt.

6.2 Co-existence in each habitat.—With respect to the species discovered in more than 33.3 % out of 12 samples in each habitat, the degree of co-existence and coefficient of co-existence were calculated as follows (mainly after DICE, 1952): Degree of co-existence: $Ed_1 = B/A = 100 \cdot h/a$, $Ed_2 = A/B = 100 \cdot h/b$ where a , b , and h are respectively the number of samples in which either species A or B occurred, or in which both species were discovered together.

Coefficient of co-existence: $Ec = hn/ab$ where n is the total number of samples and a , b , h , are the same as above. The values of Ec larger or smaller than 1.0 indicate that the degree of co-existence positively or negatively deviates from the chance score, of which statistical significance is given by χ^2 test with YATES' correlation as follows:

	OBSERVED.	EXPECTED.
Species A alone	$a-h$	$a-ab/n$
Species B alone	$b-h$	$b-ab/n$
Neither A nor B	$n-h$	$(n-a)(n-b)/n$
Both species	h	ab/n
$\chi^2 = \sum D^2/E$ (d.f. = 1)		
(D: Deviation from expectation, E: Expectation by chance)		

The values of Ed and Ec are given in Table VIII, Ec of statistically significant values in fiducial limits of 5 and 1 % are shown by italics and gothic respectively. Furthermore, the degree of co-existence among various species in each habitat is illustrated in Fig. 10 by using the smaller value of either Ed_1 or Ed_2 . Based upon these results, the interspecific relation in each habitat is next briefly described.

1. *Habitat BS.*—The frequent species, *F. fusca japonica*, *Camp. herculeanus japonicus*, *L. niger* and *M. lobicornis* var. *jessensis* have distinct degrees of co-existence with each other, nevertheless some of them are not always abundantly found in many of the colonies (cf. Table I). Hence it is conceivable that the suitable places are effectively utilized as common nesting sites by these species. On the other hand, the low degree of

(HABITAT SH.)										(HABITAT HG.)							(HABITAT WL.)								
	L	F	Ph	T	Ml	M	A	M	Pa	Lf	L	Ml	Ph	F	Cj		A	C	L	Lb	Pa	M	Ph	Lg	Cc
L		91.7 1.92	58.3 1.58	50.0 1.50	50.0 1.50	33.3 1.33	33.3 1.33	M	90.0 1.90	60.0 1.45	50.0 1.33	40.0 1.06	60.0 1.60	30.0 0.90	40.0 1.40	A	90.9 1.82	81.8 1.71	81.8 1.82	81.8 1.71	81.8 1.82	54.5 1.54	36.3 1.16	36.3 1.16	27.2 1.02
F	100 1.92		54.5 1.40	54.5 1.54	54.5 1.54	36.3 1.36	36.3 1.36	Pa	100 1.90	55.6 1.27	55.6 1.39	44.5 1.11	55.6 1.39	33.3 0.93	44.5 1.44	C	90.9 1.82	81.8 1.71	81.8 1.82	81.8 1.71	81.8 1.82	45.4 1.29	45.4 1.45	45.4 1.45	36.3 1.38
Ph	100 1.58	85.9 1.40		14.7 0.31	42.7 0.93	28.5 0.78	42.7 1.18	Lf	85.9 1.45	71.4 1.27	71.4 1.55	28.5 0.62	71.4 1.55	28.5 0.69	0.00	L	100 1.90	90.0 1.71	80.0 1.60	80.0 1.60	80.0 1.68	50.0 1.33	40.0 1.20	30.0 1.05	30.0 1.05
T	100 1.50	100 1.54	16.7 0.31		66.7 1.33	33.3 0.83	33.3 0.83	L	83.3 1.33	83.3 1.39	83.3 1.55	33.3 0.67	50.0 1.00	33.3 0.73	16.7 0.42	Lb	100 1.71	90.0 1.71	80.0 1.60	80.0 1.60	80.0 1.68	60.0 1.60	40.0 1.20	40.0 1.20	30.0 1.05
Ml	100 1.50	100 1.54	50.0 0.93	66.7 1.33		0.0 0.00	33.3 0.83	Ml	66.7 1.06	66.7 1.11	33.3 0.62	33.3 0.67	33.3 0.67	66.7 1.46	50.0 1.25	Pa	100 1.82	100 1.82	88.9 1.68	88.9 1.68		55.6 1.39	44.5 1.24	33.3 0.93	22.2 0.72
M	100 1.33	100 1.36	50.0 0.78	50.0 0.83	0.0 0.00		25.0 0.50	Ph	100 1.60	83.3 1.39	83.3 1.55	50.0 1.00	33.3 0.67	33.3 0.74	16.7 0.42	M	100 1.54	83.3 1.29	83.3 1.33	400 1.60	83.3 1.39		16.7 0.37	33.3 0.73	33.3 0.83
A	100 1.33	100 1.36	75.0 1.18	50.0 0.83	50.0 0.83	25.0 0.50		F	60.0 0.90	60.0 0.93	40.0 0.69	40.0 0.73	40.0 1.46	40.0 0.74		Ph	80.0 1.16	100 1.45	80.0 1.20	80.0 1.20	80.0 1.24	20.0 0.37		60.0 1.20	40.0 0.90
								Cj	100 1.40	100 1.44	0.0 0.00	25.0 0.42	75.0 1.25	25.0 0.42	50.0 0.90	Lg	80.0 1.16	100 1.45	80.0 0.90	80.0 1.20	60.0 0.93	40.0 0.73	60.0 1.20		40.0 0.90
																Cc	75.0 1.02	100 1.38	75.0 1.05	75.0 1.05	50.0 0.72	50.0 0.83	50.0 0.90	50.0 0.90	

co-existence of other species, *A. famelica*, *Para. flavipes* and *L. emarginatus*, is apparently caused by the rarity of places of residence, especially *L. emarginatus* was discovered from one particular area which was almost devoid of other species.

2. *Habitat BA*.—High degree of co-existence exists among predominant species such as *F. fusca japonica*, *L. niger*, *M. lobicornis* var. *jessensis*, *Para. flavipes* and *F. sanguinea* var. *fusciceps*. *Ph. fervida* and *A. famelica* are not only less abundant but also have lower degree of co-existence with other species. This fact may indicate the absence of nest sites which are suitable to these species.

3. *Habitat SH*.—In general, the degree of co-existence is low except for two cases, namely, between *L. niger* and *F. fusca japonica*, and between *Tetramorium caespitum* and *M. lobicornis* var. *jessensis*. The former case is probably based upon their common habitat preference and the latter one on a similar preference of nest site (cf. Figs. 4 and 8).

4. *Habitat HG*.—Although the highest degree of co-existence is found only between dominant species, *M. ruginodis* and *Para. flavipes*, relatively high values are found also in the following species pairs: *M. ruginodis* and *L. flavus*, *M. ruginodis* and *Ph. fervida* and *L. niger*, *L. flavus* and *Pf. fervida* and *M. lobicornis* var. *jessensis* and *F. fusca japonica* with no clear correlation to the degree of abundance. It is natural that the species of habitat type B, *F. fusca japonica* and *Camp. herculeanus japonicus* scarcely exist in this habitat.

5. *Habitat PT*.—Caused by the unique environmental conditions, fairly high values of the *Ed* (91.7 %) and *Ec* (1.91) were obtained between two inhabitants, *L. flavus* and *M. lobicornis* var. *jessensis*.

6. *Habitat WM*.—Among dominant or abundant species, degrees of co-existence is relatively high, but the comparatively less abundant species such as *Para. flavipes* (*Pa*), *M. ruginodis* (*M*), *L. flavus* (*Lf*) and *Camp. herculeanus japonicus* (*Cj*) have lower values except in a few cases, for instance, *Pa-Lf*, *Pa-Cj* and *M-Lf*.

7. *Habitat WL*.—The degree of co-existence is characterized by remarkably high values among dominant species alone except between two comparatively less abundant species, *Ph. fervida* and *L. fuliginosus*. The degree of co-existence of less abundant species with dominant or abundant ones is fairly high (cf. Table VIII), therefore the low degree of co-existence may be related to the infrequent occurrence.

6.3 Relationship between degree of co-existence and habitat preference.—It is obvious that habitat preference markedly affects the degree of co-existence. If the degree of co-existence between two species decreases in parallel with the decrease of suitability of habitat, this may suggest that the co-existence, at least partly, is caused merely by a common tendency in the habitat preference. The opposite instances may be explained by the difference of habitat preference. The fluctuation of the values of $Ed = B/A$ when A occurred more frequently than B was exam-

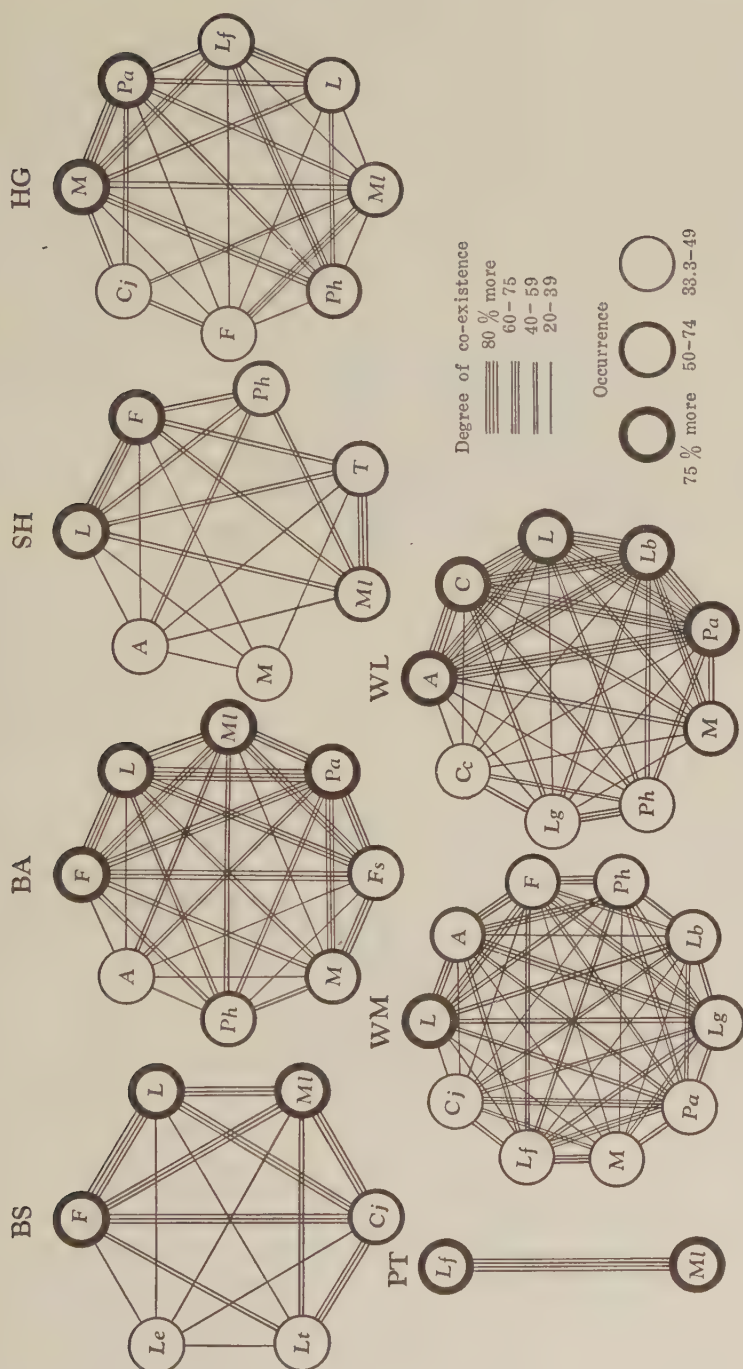


FIG. 10. — The degree of co-existence among various species occurred more than 33.3 % out of total samples in each habitat, while the descending order of occurrence of species was represented from the top, the most one, in clockwise (Abbreviations of specific name in Table 1).

ined in various habitats excluding PT (*cf.* Table VIII). From Tables I, VIII and Fig. 10, it is proved that the degree of co-existence with one another changes in parallel with the relative preference of habitat among three dominant species (*F. fusca japonica*, *L. niger* and *M. lobicornis* var. *jessensis*). The following species pairs may be included in this type, also: *L. niger* and *A. famelica*, *L. niger* and *M. ruginodis*, *Ph. fervida* and *M. ruginodis*, *Para. flavipes* and *A. famelica*. In this case, both species are more or less mutually tolerated in various habitats. Contrarily, a relatively low degree of co-existence is caused by the difference of habitat preference between *F. fusca japonica* and *Ph. fervida*, *F. fusca japonica* and *A. famelica*, *F. fusca japonica* and *M. ruginodis*, *M. ruginodis* and *M. lobicornis* var. *jessensis*, *A. famelica* and *M. lobicornis* var. *jessensis*, etc. Out of these two types where the relationship is relatively clear, the correspondence of abundance and co-existence is found between *L. niger* and *Para. flavipes*, *F. fusca japonica* and *Para. flavipes*, *Ph. fervida* and *A. famelica*, etc. In such instances, further analyses are required as to the difference of tolerance or preference for suitable sites between two species within one and the same habitat.

VII. — ADDITIONAL NOTES ON SOME ECOLOGICAL PROBLEMS

Besides habitat or nest site preference and interspecific co-existence described above, there are many further problems related to the ecological distribution of ants. A few of them are preliminarily discussed herewith.

7.1 Seasonal shift of outer activities.—Reflecting different sensitivities to the thermal gradient, the duration of field activities varies among species. In Fig. 11, there are presented mean climatic conditions (after 60 years of records taken at the Sapporo Meteorological Observatory) and the active period of 18 species (based upon the writer's field notes during 1956 to 1959). The species showing earliest appearance is *F. fusca japonica* of which the first record was taken on April 13, 1958, from a sunny situation in a crop field. Nextly, three species, *F. sanguinea* var. *fusciceps*, *F. truncorum* *yessensis* and *M. lobicornis* var. *jessensis*, appear synchronously about in late April. Activities of most other species begin in early May, leaving *M. ruginodis* which cannot be observed until middle May. *L. flavus* also begins to appear in this period. But it is difficult to determine the first appearance of this subterranean species. As to the relation to the habitat, it seems to be indicated that the appearance beings first at habitat BA, then gradually at WM, SH, BS, WL and finally HG. The species which are active up to late autumn are *F. fusca japonica*, *F. sanguinea* var. *fusciceps*, *M. lobicornis* var. *jessensis*, *L. fuliginosus* and *L. spathepus*, which can be found till early October. The last record of field activities was taken on October 27, 1959, in *F. fusca japonica* and *F. sanguinea* var. *fusciceps*, while the earliest disappearance was recognized

in the order *L. flavus*, *Leptothorax spinosior*, *Camp. caryæ quadrinotatus* and *D. quadripunctatus sibiricus*, in late September. Consequently, the gradation of disappearance in autumn corresponds conversely with that of appearance in spring.

As presented in Fig. 11, the full activities may already be observed in late May, but are never seen in early October, nevertheless, there is no marked difference of mean air temperature between the two periods. But a distinct difference between these seasons does exist in respect to the amount of solar radiation and frost falls, which may be partly responsible

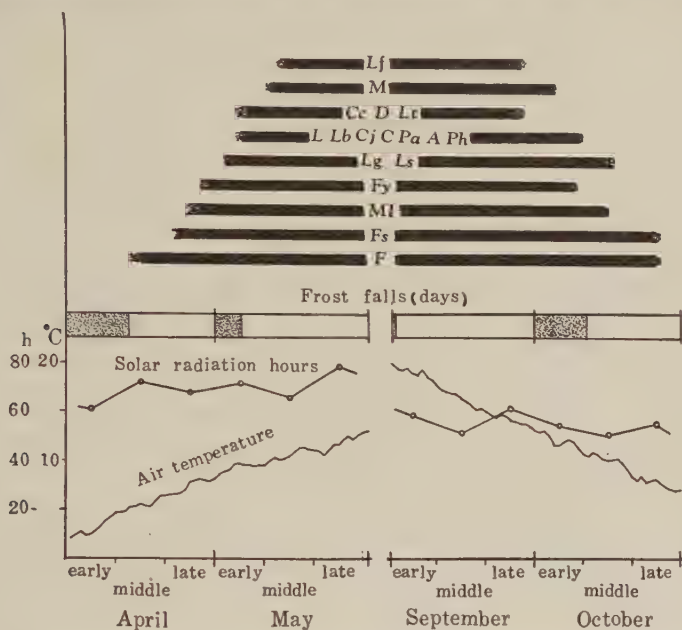


FIG. 11. — Mean climatic conditions in spring and autumn and active period of 18 species observed in Sapporo.

for the seasonal shift of ant activities. At any rate, it is obvious that the full activities of various ants are observed during middle May to late September, preceded by early May and followed by early October periods as the subactive seasons.

7.2 Relationship between distribution and habits.—The diverse habits expressed by various ant species have been one of the most attractive problems to many naturalists (WHEELER, 1910, etc.). It is clear that certain specific affect the patterns of ecological distribution through specific habitat or nest site preference. In this subsection, some miscellaneous instances of such things are briefly cited from the writer's observations.

Nest preference often correlates intimately with the feeding habits.

For instance, *L. fuliginosus* and *L. spathepus* depend mainly upon the honey dew of arboreal plant-lice. The nests of these species are characteristic to W type habitats and are always found around the roots or in the stems of living or decayed trees, from which the foraging individuals reach the plant-lice which inhabit the near-by trees. Another example of differentiated nest site preference is exhibited by *Dolichoderus quadripunctatus sibiricus*. As mentioned previously, this species together with *Camp. caryæ quadrinotatus* restricts the distribution, exclusively prefers holes or slits in standing tree, either dead or living. On a certain summer day of 1957, the writer observed a large foraging group of this species in a crop field usually not inhabited. After a little search, the nest was found in a pillaret of a shady hut standing in the field. It is doubtless that the colony was artificially brought to the new, strange habitat together with the tree containing the nest.

In some species possessing a wide tolerance range as to nest sites, there occurs occasionally an adaptive response corresponding to the nature of the nest site utilized. Below an open dry surface, *Para. flavipes* constructs a nest shaft often deeper than 20 cm, and the workers do not leave the nest during hot daytime; in the margins of woods, the colonies are discovered in such places as under stone, piled or fallen decayed matters, or rotting stumps, without deep burrowing.

Finally, the probable geographical variation of nest site preference may be treated concerning two widely distributed species. In Sapporo and its vicinity, *Lasius umbratus* never exists in open areas and the nests are always found around the roots of trees or herbs but never under stones, in the semi-humid zone of wood margins or grassy areas where the inhabitants may depend upon available plant-lice. However, in Europe, this species prefers rather dry areas avoiding humid conditions, and the nests are found in diverse sites: under stones, at roots of trees, in open surface, or in rotting wood (GÖSSWALD, 1932; ZIMMERMANN, 1934). In North America, the species is found in moist areas, but the nest sites are diversely preferred as in Europe (WILSON, 1955). A similar variability is seen in *Lasius flavus*. In Sapporo and its vicinity, this one of the typical subterranean species, prefers the roots of plants, underside of stones, or piled decaying matters as the nest sites. Similar preference was reported in North America. On the other hand, in Germany, the species is one of the very adaptable ones and prefers diverse sites such as hedgerows, grassy paths, wasteland with sparse vegetation, wood margin and forest floor (GÖSSWALD, 1932). In England, this species is fond of marshy ground, under stones, often raises the earth mounds in meadows (DONISTHORPE, 1927). Contrarily to the observations in Germany, in Ireland (O'ROURKE, 1934), it is found mostly in dry sunny localities with fine soil, never in marshes or rotting wood in the forest. There is no record of the flourishing of this species in the peat bog as previously mentioned by the present.

DISCUSSION

As mentioned in the introduction, the distribution of ants in a given area is studied from the standpoint either of regional or of ecological biogeography. There is no sharp boundary between these two approaches. The distinction is rather made by the inevitable difference of approach itself, while the healthy advancement of one approach depends upon the progress of the other. If regional studies were done without paying attention to the ecological characteristics of habitats and their inhabitants, they might not proceed beyond a mere catalogue-making. Conversely, the ecological approach may lead to false interpretation if it is advanced independently of regional observations, because the faunal make-up of a given area is adequately explained by the sum total of the previous history of habitats and their inhabitants, never by its contemporary ecological structure alone.

The regional studies were usually undertaken on areas of a relatively large extent in contrast to the ecological studies. But, theoretically, there is no reason to distinguish the two approaches according to the size of the area studied, at least so far as an area as large as Hokkaido is concerned. The writer's serial work on the distribution of ants in Hokkaido deals mainly with the ecological aspect, but the relationships between the two approaches will be considered in a future paper.

The ecological approach itself can also be made from various aspects, for example, causal analyses of limiting factors, comparative studies among diverse areas or habitats, case studies of representative species, inter- or intraspecific relation within the social organization, etc. As comparative considerations can be legitimately made only after the accumulation of further data as to other areas, here are offered only a few general remarks based upon the present study.

The distribution of any species is surely an outcome of the complicated interactions of diverse factors both external and internal, past and present, while it may also be explained in part by the interspecies adaptative differences such as different skills and methods for nesting and a dominance hierarchy has resulted from competition (BRIAN, 1958). The manifold influences of external factors are internally reflected by the preferences or avoidances characteristic to any species. Moreover, the mode of reproduction and colony foundation participate in the realization of various specific distribution patterns. The peculiarity of ant distribution in comparison with that of other animals lies in the creature's characteristic habit to form a more or less sedentary colony consisting of a considerable number of individuals even in such a species as *Ponera scabra*, of which the colonies are relatively less populous. As the biological unit of ants is the colony, instead of the individual, the mere counting of numbers of individuals within a unit area or interval is of little value. The population must be estimated upon the basis of the number of colonies.

Certain quantifications employed in the present paper are still insufficient, so that further improvement may be necessary. Perhaps, some procedures used in phytosociology may suggest procedures for future studies. In such instance, it must be remembered that any new technique should be so devised that the results obtained by earlier less accurate methods and those by improved ones can be objectively compared with each other to a certain extent. Further, it needs to be clarified whether or not the valid relative dominance can be obtained from a mere comparison of number of colonies. As an extreme instance, it may be ridiculous to compare the relative dominance of elephants and grasshoppers within the same area by the number of individuals alone. It may be necessary in the future to devise some *biological* measurements for comparison among diverse ant species.

Another difficulty exists in the specific difference of the chance by which colonies are discovered. The chance of discovery is always greater in the species possessing the characters described by the first items of the following pairs than in those possessing the alternative characters: active - sluggish, diurnal - nocturnal, colony populous - small, nest entrance exposed - concealed, and, epigaeic - subterranean. Furthermore, the counting of the number of colonies often becomes difficult in the species forming associated nests as in *Formica rufa* group, represented by *F. truncorum* and *F. truncorum yessensis* in Hokkaido. Although the number of colonies of the latter species in the present study was estimated from the observations of inter-colonial hostility, it was frequently not easy to obtain a real measure of the number of colonies.

After the ecological distribution of various species in diverse habitats had been surveyed by certain quantitative procedure, the results were analysed mainly from two aspects, habitat and species. As described above, certain habitats such as BA and WM are rich both in species and in number of colonies, while the opposite case is represented by PT. Between these extremes, there are numerous modes and degree of utilization by various species. Similarly, the habitat preference is fairly variable from species to species. For instance, such species as *L. niger*, *M. lobicornis* var. *yessensis*, *Para. flavides* exhibit a wide tolerance, while *L. emarginatus*, *Tetramorium caespitum*, *D. quadripunctatus sibiricus*, *L. brunneus*, *Camp. caryæ quadrinotatus* prefer certain definite habitats. The comparison of mode and degree of utilization of similar habitats in different areas is one of the most interesting problems forming a boundary field between regional and ecological approaches. The difference of habitat preference is probably an outcome of the species adaptability to diverse ecological factors. The preference by foundress queens obviously plays an essential role, but that by workers is not always less important, because the further exploration of foraging area must be developed by the latter within the available range. Moreover, there is often a migration of the whole colony initiated by workers. One example described by the writer in the preliminary report. Interesting cases are offered by *Lasius fuligi-*

nosus and *Formica truncorum yessensis*. The former species stands a colony dependently utilizing *Lasius umbratus* or *L. mixtus* as the host species; the same can be assumed as to the latter species, because its European relation, *Formica truncicola*, is parasitic on *F. fusca* groups (DONISTHORPE, 1927; GÖSSWALD, 1932, etc.). Nevertheless, the habitat and nest site preference between host and parasite species is the area studied differs distinctly in both instances, suggesting occurrence of migration in the course of nest replacement by parasites.

As to the external factors important to the distribution of ants, GÖSSWALD (1932) mentioned the following eight items: light, temperature, humidity, wind, substratum, vegetation, animal and human beings. Some important ones of them, notably, light, temperature, humidity and substratum, were unanimously accepted by many writers and discussed at length (GÖSSWALD, 1932; TALBOT, 1934; GÆTSCH, 1937; DENNIS, 1938, etc.), while others have been studied less extensively. The influence of wind seems to be considerable in the areas of sparse vegetation, mainly along the seashore and on the tops and slopes of mountains (GÆTSCH, 1937). The relationship between ant fauna and plant communities was analysed by TALBOT (1934) and GREGG (1944). GÖSSWALD concluded that the influence of various animal co-habitants is less than that of human beings. This opinion seems to the writer also to be valid, although no objective determination was carried out. The influence of human activities may be profound, rapid, and usually catastrophic to most species in comparison to the influence of other animals. This is clarified by the remarkably poor ant fauna of well cultivated crop fields; for example, in Sapporo and its vicinity, only two species, *Formica fusca japonica* and *Myrmica lobicornis* var. *yessensis*, were commonly found, usually as remnants. The role of other animals seems to be far less conspicuous than that of physical factors except for those, such as plant-lice, connected by an intimate bioeconomic relation. The rich ant fauna in the habitat WM may depend upon the constancy of external factors, diversity and abundance of both food ant nest sites, even though affected by human influences. The other ant species as co-habitants are of special interest from the standpoints of interspecific tolerance and isolation. It seems dangerous to magnify the importance of this relation over that of the physical factors. But to a relatively small extent, if the colony density is high enough to evoke diverse interference, the interspecific relationship perhaps regulates the distribution of colonies (BRIAN, 1952, 1955; TSUNEKI and ADACHI, 1954; HAYASHIDA, 1957). For the analysis of this problem, the degree of co-existence among various species in a given habitat must be accurately determined. In the present paper, some quantifications were undertaken for this purpose, leaving the causal analysis of the distribution patterns for future studies.

Finally it must be mentioned that the relative importance of various limiting factors is difficult of accurate determination, in respect to the

devising of some objective procedures to compare their influence acting in different modes.

Summary.

1. The ecological distribution of ants was studied in Sapporo and its vicinity.

2. From both quantitative and qualitative samplings, 28 forms belonging to 4 subfamilies and 14 genera were confirmed from the area studied.

3. Seven habitats were distinguished based upon diverse characters. The order of relative abundance of both numbers of colony and of species in these habitats was graded as follows: BA, WL, WM, SH, HG and PT (*cf.* Table I and in text). From the correlation index between species and habitat, the specific habitat preference was classified into three major categories, while the specific distribution pattern was characterized from both indices of colony ratio and of colony distribution into three main types: patched, sparse and uniform distribution pattern (*cf.* p. 136 in text). Concerning the relative abundance of both colonies and species, the dominant species and the population density were also recorded for each habitat.

4. The preference of nest sites by various species was similarly analysed from the frequency of occurrence of each species in 11 typical nest sites (*cf.* p. 140 in text). The preference was classified into four major categories: ls, mu, nr and dw (*cf.* p. 144 in text). Furthermore, the relationship between habitat and nest site preference was briefly discussed.

5. The co-existence among various species was analysed as to both the whole area and each particular habitat within it. The degree of co-existence seems to correspond, in the whole area throughout, to the tolerance range of habitat preference, while within each habitat, to the degree of habitat preference itself.

6. In connection with the results obtained, some general remarks on the ecological distribution of ants were presented. The duration of outer activity varied according to habitats, longest in those of BA, while shortest in HG. In comparison with the records in Europe and North America, the regional difference of nest site preference was pointed out in some pan-holarctic species.

Zusammenfassung.

1. Die ökologische Verbreitung der Ameisen wurde in Sapporo und Umgebung untersucht.

2. Durch sowohl quantitative als auch qualitative Sammlungen wurden 28, zu 4 Unterfamilien und 14 Gattungen gehörigen Formen aus dem untersuchten Gebiet bestätigt.

3. Begründet auf verschiedenen Eigenschaften wurden 7 Biotopen unterschieden. Die relative Abundanz wurde in den beiden Kolonien und Artenzahlen eingeordnet wie folgt: BA, WL, WM, SH, IIG, BS und PT (siehe im Text und in Tabelle 1). Die eigenartige Biotopwahl wurde aus den Korrelationsindizes zwischen Art und Biotop in drei Hauptklassen, während die eigenartige Verbreitungstyp aus den beiden Indizes von Volksverhältnis und -verbreitung in drei Haupttypen, gefleckten, spärlichen und uniformen, eingeteilt. In Bezug auf die relative Häufigkeit der beiden Völken und Arten, wurden auch die übergelegten Arten und Bevölkerungsdichte in jedem Biotop hinzugefügt.

4. Ähnlichenweise wurde die Nistplatzwahl verschiedenen Arten durch die Häufigkeit des Vorhandenseins jeder Art in 11 typischen Nistplätzen analysiert (siehe im Text 140). Die Nistplatzwahl wurde in vier Hauptklassen ls, mu, nr und dw (siehe im Text 144) eingeteilt. Ueberdies, wurde die Beziehung zwischen Biotop- und Nistplatzwahl kurz erörtert.

5. Das Mitsein unter verschiedenen Arten wurde bezüglich des ganzen untersuchten Gebietes sowie als jedes besonderen Biotops analysiert. Es scheint, dass der Mitseinsgrad im ganzen Gebiete hindurch dem Toleranzbereiche der Biotopwahl, während innerhalb jedes Biotops dem Grad der biotopspezifischen Wahltenz entspricht.

6. Im Zusammenhang mit den gewonnenen Ergebnissen, wurden gewisse allgemeine Anmerkungen über die ökologische Verbreitung der Ameisen hinzugefügt. Die äussere Aktivitätsdauer wich dem Biotop entsprechend ab, am längsten in den Arten von Biotop BA, während am kürzesten in HG. Im Vergleich zu den Befunden in Europa und Nordamerika wurde die regionale Differenz der Nistplatzwahl in gewissen pan-holarktischen Arten hingewiesen.

LITERATURE CITED

1952. BRIAN (M. V.). — The structure of a dense ant population [*Jour. Anim. Ecol.*, **21** (1), 12-24]. — 1955. Food collection by a Scottish ant community [*Ibid.*, **24** (2), 336-351]. — 1956 (1958). Interaction between ant populations (*Proc. 10th Internat. Congr. Entom.*, **2**, 781-784).
1938. DENNIS (C. A.). — The distribution of ant species in Tennessee with reference to ecological factors [*Ann. Ent. Soc. Amer.*, **31** (2), 267-308].
1952. DICE (L. R.). — *Natural communities*, Univ. Michigan Press, Ann Arbor, 547 pages.
1927. DONISTHORPE (H.). — *British ants, their life-history and classification* (2nd edition, Routledge and Sons, London, 436 pages).
1937. GÖTSCH (W.). — Formicidae Mediterraneae. Beiträge zur Kenntnis der Ameisen am Golfe von Neapel. II. Teil. Formicinen der Insel Capri und Ischia [*Pubb. Staz. Zool. Napoli*, **16** (2), 273-315].
1932. GÖSSWALD (K.). — Oekologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren, Maingebietes [*Zeitsch. wiss. Zool.*, **142** (1), 1-156].
1944. GREGG (R. E.). — The ants of the Chicago region (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, **37**, 447-480).
1957. HAYASHIDA (K.). — Ecological distribution of ants in Sapporo and vicinity (Preliminary report) [*Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, ser. VI, **13** (1-4), 173-177].

1953. KOGURE (T.). — Ants of central Hokkaido [*Saishû to Shiiku*, **15** (9), 203-206 (in Japanese)]. — 1955. Additional notes on ants of central Hokkaido [*Ibid.*, **17** (3), 93 (in Japanese)].
1950. KATÔ (M.) and TORIUMI (M.). — Studies on the associative ecology of insects, II. Synecological investigation of the larval habitats of mosquitoes (*Sci. Rep. Tôhoku Univ.*, **18**, 473-476).
1952. KATÔ (M.), MATSUDA (T.) and YAMASITA (Z.). — Associative ecology of insects found in the paddy field cultivated by various planting forms (*Sci. Rep. Tôhoku Univ.*, **19**, 291-301).
1939. KÔNO (H.), SUGIHARA (Y.). — Die Formiciden im Tannen- und Fichtenwald in Japan [*Trans. Kansai Ent. Soc.*, **8**, 8-14 (in Japanese)].
- 1939 a. MORISITA (M.). — On the battles between *Tetramorium caespitum jacoti* Wheeler and other species of ants [*Trans. Kansai Ent. Soc.*, **8**, 127-138 (in Japanese)]. — 1939 b. The interrelations of several species of ants on a tree [*Ibid.*, **9** (2), 22-42 (in Japanese)]. — 1945 a. Natural history of Japan. 5. Insects. II. Formicidae [*Kenkyu Sha, Tokyo*, 1-56 (in Japanese)]. — 1945 b. Ants on the Southernmost of Hokkaido [*Mushi*, **16** (6), 21-28 (in Japanese)].
1955. MORLEY (D. W.). — *The ant world*, Penguin Books, London, 191 pages.
1935. MOTOMURA (I.). — A statistical method in animal Synecology [*Zool. Mag., Tokyo*, **44**, 379-398 (in Japanese)].
1950. O'ROURKE (F. J.). — The distribution and general ecology of the Irish Formicidae (*Proc. Roy. Irish Acad.*, **52 B**, 383-410).
1952. Sapporo Region Meteorological Observatory. *Climate of Hokkaido* [Sapporo, 419 pages (in Japanese)].
1934. TALBOT (M.). — Distribution of ants in the Chicago region with reference to ecological factors and physiological toleration [*Ecol.*, **35** (4), 446-439].
1958. TATEWAKI (M.). — Forest ecology of the islands of the North Pacific Ocean [*Jour. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, **50** (4), 371-486].
- 1929 a. TERANISHI (C.). — Japanese ants, their behavior and distribution I [*Zool. Mag., Tokyo*, **41** (488), 239-251 (in Japanese)]. — 1929 b. Japanese ants, their behavior and distribution II [*Ibid.*, **41** (489), 312-332 (in Japanese)]. — 1932. A list of the ants of Sakhalin [*Trans. Kansai Ent. Soc.*, **3**, 39-54 (in Japanese)]. — 1933. A list of ants found at the sand dune of Tottori [*Ibid.*, **4**, 84-85 (in Japanese)].
1954. TSUNEKI (K.) and ADACHI (Y.). — The intra- and interspecific influence relations among nest populations of four species of ants [*Jap. Jour. Ecol.*, **7** (4), 166-171 (in Japanese with English summary)].
1910. WHEELER (W. M.). — *Ants, their structure, development and behavior*, Columbia Univ. Press, 663 pages.
1948. YASUMATSU (K.). — The distribution of ants [*Scientific Study in Native Country I*, Tokyo, 185-213 (in Japanese)].
1955. WILSON (E. O.). — A monographic revision of the ants genus *Lasius* [*Bull. Mus. Comp. Zool.*, **113** (1), 3-199].
1934. ZIMMERMANN (S.). — Beitrag zur Kenntnis der Ameisenfauna Süddalmatiens (*Verh. Zool. -bot. Ges. Wien*, **84**, 5-65).

ADOPTIONS EXPÉRIMENTALES DE LARVES ENTRE DES FOURMIS DE GENRES DIFFÉRENTS : *LEPTOTHORAX NYLANDERI* FÖRSTER ET *SOLENOPSIS FUGAX* LATREILLE

par
Luc PLATEAUX
(Laboratoire d'Évolution, Paris.)

Leptothorax nylanderi et *Solenopsis fugax* sont deux Fourmis très différentes appartenant à la même famille des *Myrmicidæ*. Leurs larves sont cependant du même type hypocéphale (ÉMERY, in LE MASNE, 1953), mais diffèrent beaucoup entre elles par la forme et la chétotaxie. Leurs prénymphe et nymphes sont dépourvues de cocon.

Avec des résultats inégaux, nous avons tenté de faire élever du couvain de *Solenopsis* par des *Leptothorax* et du couvain de *Leptothorax* par des *Solenopsis*.

Dispositif d'élevage.

Nos Fourmis habitaient des nids tubulaires en verre (fig. 1). Un abreuvoir fermait l'une des extrémités de ces tubes, tandis que l'autre extré-

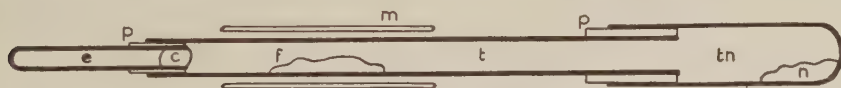


FIG. 1. — *Dispositif d'élevage.* c, coton hydrophile bouchant l'abreuvoir ; e, eau remplissant cet abreuvoir ; f, emplacement occupé par les Fourmis et le couvain ; m, manchon de papier sombre ; n, nourriture ; p, papiers enroulés servant de joints ; t, tube servant de nid ; tn, tube nourricier.

mité débouchait dans un tube nourricier où les Fourmis puisaient leur nourriture et rejetaient leurs déchets. Un tube sans fond, bouché avec du coton, pouvait remplacer le tube nourricier lorsqu'il était nécessaire de diminuer l'humidité du nid. Des bandes de papier, enroulées aux points d'emboîtement des tubes, formaient des joints perméables à l'air.

Ainsi placées, les Fourmis pouvaient disposer leur couvain dans l'espace où l'humidité relative correspondait à leur hygropreferendum.

I. — Élevage de *Leptothorax* par *Solenopsis*.

Les *Solenopsis* adopteuses ne constituaient pas des colonies complètes. Il s'agissait de groupes d'ouvrières toutes prélevées dans la même colonie, parfois assorties d'une jeune reine (vierge ?) de provenance identique.

Faute de renouvellement, ces groupes d'ouvrières décroissaient constamment en nombre. Pour pallier cet affaiblissement, nous avons fusionné certains groupes ou ajouté de nouvelles ouvrières aux groupes trop réduits, sans que cela semblât préjudiciable aux larves de *Leptothorax*.

Ces larves mesuraient environ 1 à 1,5 mm et provenaient de colonies où elles étaient en bon état. Ces colonies n'avaient pas hiverné depuis sept à huit mois.

Nous avons fait deux séries d'expériences :

1^{re} série : les *Solenopsis* furent placées dans un nid avec des larves de *Leptothorax* — à l'exclusion de tout autre couvain — puis mises en hivernage (températures de 3 à 10° C) pendant deux mois ; ensuite, elles furent soumises définitivement à une température constante de 22° C.

2^e série : les *Solenopsis* et les larves de *Leptothorax*, réunies dans les mêmes conditions, furent aussitôt soumises à une température constante de 22° C, jusqu'à la fin de l'expérience.

A. *Série ayant hiverné*. — Elle comprenait quatre groupes ainsi constitués :

NID.	JEUNE REINE de <i>Solenopsis</i> .	OUVRIÈRES de <i>Solenopsis</i> .	LARVES de <i>Leptothorax</i> .
—	—	—	—
S 6.....	0	100	20
S 17.....	0	50	20
S 27.....	1	30	13
S 37.....	1	20	13
Total.....	2	200	66

Après deux mois d'hivernage, il restait en tout 114 ouvrières et 26 larves. Les jeunes reines avaient succombé. Dans chaque nid, les ouvrières avaient rassemblé les larves — maigres pour la plupart — en un point assez proche de l'abreuvoir. Nous avons regroupé tout ce qu'il restait de Fourmis et de larves en S 6 et S 17.

Pendant les premiers jours qui suivirent l'hivernage, les Fourmis détruisirent certaines larves et nourrirent les autres, qui redevinrent normalement gonflées. Trois semaines après l'hivernage, il restait en tout 12 larves bien nourries et 2 larves maigres. Le nombre des larves diminua lentement ensuite, tandis que certaines d'entre elles grandissaient un peu. Quatre mois après l'hivernage, l'expérience cessa ; il restait 8 larves et 22 ouvrières rassemblées en un seul groupe. Jamais il n'apparut de prénymphe.

B. *Série n'ayant pas hiverné*. — Elle comprenait également quatre groupes :

NID.	JEUNE REINE de <i>Solenopsis</i> .	OUVRIÈRES de <i>Solenopsis</i> .	LARVES de <i>Leptothorax</i> .
—	—	—	—
S 7.....	0	100	20
S 18.....	0	45	20
S 38.....	1	21	13
S 47.....	1	10	13
Total.....	2	176	66

Dans les deux nids sans reine (les plus peuplés), c'est au bout d'une semaine environ que les larves furent rassemblées en un point du nid. Par contre, dans le nid S 38 avec

reine (nid peu peuplé), ce ne fut qu'après 5 ou 6 semaines que ces larves furent transportées et rassemblées (le groupe S 47 périclita).

Dans les nids sans reine, le nombre des larves diminue pendant le premier mois, puis se stabilise, tandis que ces larves grandissent très lentement. L'expérience prit fin au bout de 191 jours, sans qu'il soit apparu de prénymphe.

Le nid S 38 ne contenait plus qu'une larve au bout de 8 semaines. Après 11 semaines, la femelle de *Solenopsis* commença à pondre et les œufs furent entassés contre la larve. Cette dernière grandissait très lentement, mais elle ne devint pas prénymphe. L'expérience cessa au bout de 165 jours.

Ces deux séries d'essais nous montrent que l'on peut faire élever partiellement des larves de *Leptothorax nylanderi* par *Solenopsis fugax*, en l'absence de couvain de *Solenopsis*. Nous avons toujours eu de grosses pertes en larves au début des expériences et n'avons obtenu aucune prénymphe. Les chances d'adoption ne semblent pas modifiées par un hivernage en commun des larves et des Fourmis. Par contre, la présence d'une jeune reine de *Solenopsis* semble retarder beaucoup l'adoption.

Nous admettons ici qu'il y a adoption non seulement lorsque les larves étrangères sont transportées et rassemblées en un point du nid, mais aussi lorsqu'elles sont nourries. Cependant, il reste à définir des stades divers dans cette adoption suivant le comportement des ouvrières à l'égard des larves étrangères. Nous n'avons pas observé avec précision ce comportement, non plus que le nourrissage des larves ; nous avons seulement mesuré l'accroissement de ces dernières. Ces larves ne pouvaient se procurer elles-mêmes leur nourriture, car elles n'étaient pas mobiles et n'avaient aucune nourriture à leur portée.

II. — Élevage de *Solenopsis* par *Leptothorax*.

Les *Leptothorax* adopteuses constituaient, avant les expériences, des colonies complètes, avec reine, ouvrières et couvain. Ces colonies ont subi diverses amputations aux fins d'expériences : ablation de la reine, de tout ou partie du couvain suivant les cas.

Les larves de *Solenopsis*, de caste ouvrière, provenaient toutes d'une même colonie où la plupart d'entre elles avaient atteint le dernier âge.

Les colonies adopteuses n'ont subi, au cours des expériences, ni addition, ni mélange d'ouvrières, celles-ci étant douées d'une longévité assez grande. Trois séries de deux colonies ont servi à ces expériences.

1^{re} série : les deux colonies conservèrent leur reine et une partie de leur couvain (larves uniquement) ; elles reçurent des larves de *Solenopsis* ; l'une des colonies hiverna par la suite, l'autre n'hiverna point.

2^e série : privées de leur couvain, ces deux colonies reçurent des larves de *Solenopsis* et n'hivernèrent pas ; l'une garda sa reine, l'autre en fut privée.

3^e série : également privées de leur couvain, ces Fourmis reçurent des larves de *Solenopsis* avec lesquelles elles subirent un hivernage ; l'une avait gardé sa reine, l'autre en était amputée.

A. *Série avec couvain original.* — Population au départ de l'expérience :

COLONIE.	REINE.	OUVRIÈRES.	LARVES de <i>Leptothorax</i> .	LARVES de <i>Solenopsis</i> .
—	—	—	—	—
C 12	1	70	60	20
C 21	1	150	48	28

Placée dans une étuve à 22° C, où elle séjournait auparavant, la colonie C 21 détruisit en 10 jours ses 28 larves de *Solenopsis*.

La colonie C 12, refroidie à 10° C pendant 28 jours avant de recevoir des larves de *Solenopsis*, hiverna ensuite pendant 88 jours à des températures de 3 à 9° C. A l'issue de cet hivernage, elle fut soumise à la température de 22° C ; il lui restait alors 7 larves de *Solenopsis* qui furent toutes détruites en 12 jours.

B. *Série n'ayant pas hiverné, sans couvain original.* — Population au départ de l'expérience :

COLONIE.	REINE.	OUVRIÈRES.	LARVES de <i>Solenopsis</i> .
—	—	—	—
C 22	0	100	30
C 23	1	45	30

Ces deux colonies furent placées dans une étuve à 22° C, sitôt introduites les larves de *Solenopsis*. Ces dernières furent rassemblées en un point du nid dès les premiers jours, mais leur nombre décroît pendant le premier mois ; le 31^e jour, il restait 4 larves en C 22 (sans reine) et 15 larves ou prénymphe en C 23 (avec reine). Ensuite, le nombre de *Solenopsis* non adultes ne diminua que très lentement.

Nous avons relevé trois différences principales entre le devenir de la colonie avec reine et celui de la colonie sans reine (cette dernière ayant deux fois plus d'ouvrières que l'autre) :

1° Chez la colonie avec reine, les œufs de *Leptothorax* sont apparus plus tard, alors que toutes les *Solenopsis* étaient déjà nymphes ou prénymphe. Les premiers œufs de *Leptothorax* apparurent le 20^e jour chez C 22 et le 36^e jour chez C 23. Les premières larves apparurent le 42^e jour chez C 22 et le 76^e jour chez C 23. Le couvain de *Leptothorax* augmenta rapidement en C 22 ; nous l'avons entièrement détruit le 62^e jour (environ 100 larves et 200 œufs) ; un nouveau couvain se développa de même manière (premières larves le 89^e jour). En C 23, par contre, il n'y avait que 15 larves jeunes de *Leptothorax* à la fin de l'expérience (84^e jour).

2° Chez la colonie avec reine, les *Solenopsis* se développèrent beaucoup plus vite, avec formation des prénymphe entre les 24^e et 38^e jours (entre les 76^e et 93^e jours chez C 22) et des nymphes entre les 35^e et 48^e jours (au 104^e jour chez C 22).

3° Les *Leptothorax* avec reine ont élevé un plus grand nombre de *Solenopsis* : 15 larves atteignirent le stade prénymphe, 12 le stade nymphe, 11 le stade adulte (2 prénymphe, 1 nymphe, 1 adulte chez C 22).

Dans les deux colonies, les ouvrières de *Solenopsis*, parfois malmenées par les *Leptothorax*, n'ont jamais dépassé l'âge de deux jours.

C. *Série ayant hiverné, sans couvain original.* — Population au départ de l'expérience :

COLONIE.	REINE.	OUVRIÈRES.	LARVES de <i>Solenopsis</i> .
—	—	—	—
C 7	0	40	20
C 10	1	50	20

La reine de C 10 était née dans cette colonie et y avait été réintroduite après une absence. Elle n'a joué qu'un rôle secondaire. Elle se tenait souvent isolée hors de la colonie, ne pondant pas (ou guère), son abdomen n'étant aucunement dilaté. Par contre, les ouvrières de C 10 pondirent abondamment, comme l'indiqua la multiplication très rapide du couvain de *Leptothorax* (ce dernier ne donna que des mâles).

Les deux colonies C 7 et C 10 avaient été refroidies à 10° C pendant 28 jours avant de recevoir du couvain de *Solenopsis* ; puis, ayant reçu ce couvain, elles hivernèrent à des températures variant entre 3 et 9° C, pendant 82 jours (C 7) ou 114 jours (C 10). La fin de l'hivernage servit de commun instant initial pour les observations qui suivirent.

Au sortir de cet hivernage, C 7 contenait encore 20 larves de *Solenopsis*, C 10 en contenait 14. Un mois plus tard, C 10 en était au même nombre et C 7 ne possédait plus que 15 larves. Ceci mis à part, les deux colonies donnèrent des résultats très comparables, avec un léger retard de C 7 sur C 10.

1° Les œufs de *Leptothorax* apparurent le 15^e jour en C 10, le 25^e jour en C 7 ; leur nombre atteignit 200 environ en 8 jours chez C 10, en 16 jours chez C 7 ; les premières larves de *Leptothorax* naquirent le 40^e jour en C 10, le 51^e jour en C 7.

2° Les larves de *Solenopsis* devinrent prénymphes entre les 28^e et 47^e jours chez C 10, entre les 41^e et 55^e jours chez C 7. Elles devinrent nymphes entre les 39^e et 58^e jours chez C 10, entre les 51^e et 65^e jours chez C 7. Les ouvrières de *Solenopsis* éclorèrent entre les 69^e et 86^e jours chez C 10, entre les 82^e et 91^e jours chez C 7.

3° Les deux colonies donnèrent des *Solenopsis* adultes en semblables proportions : il se forma 11 prénymphes en C 7, 10 en C 10 ; ces prénymphes donnèrent 10 nymphes en C 7, 9 en C 10 ; enfin il éclôt 9 ouvrières en C 7, 8 en C 10. Certaines ouvrières de *Solenopsis* restèrent en vie assez longtemps dans les deux colonies, toujours à la température de 22° C. En C 7, la longévité de ces ouvrières atteignit un maximum de 49 jours ; en C 10, ce maximum fut évalué à 36 jours.

L'expérience prit fin par l'extinction des *Solenopsis* (123^e jour en C 10, 146^e jour en C 7). Ces dernières étaient parfois malmenées par les *Leptothorax* ; l'une des *Solenopsis* vécut au moins 6 semaines après avoir perdu une massue antennaire. Cependant, nous avons observé à plusieurs reprises des ouvrières de *Leptothorax* léchant des *Solenopsis* immatures ou jeunes. Nous avons également observé des *Solenopsis* qui sollicitaient la régurgitation des *Leptothorax* ; les deux Fourmis en vinrent à être presque bouche à bouche dans un cas ; dans un autre cas, l'ouvrière de *Leptothorax* ouvrit ses mandibules et sa langue sembla porter une gouttelette de liquide ; mais nous ne vîmes pas la *Solenopsis* se nourrir. Nous n'avons donc pas observé d'échange certain de nourriture tel que le décrit LE MASNE (1951). Nous avons vu également des *Solenopsis* errer d'une larve à l'autre (larves de *Leptothorax*), sollicitant ces larves de leurs antennes et se mettant bouche à bouche avec elles sans recevoir apparemment de nourriture. Les *Solenopsis* immatures étaient maigres, en général, et paraissaient constamment en quête de nourriture. Cela peut expliquer, en partie, leur difficulté à survivre.

En comparant ces trois séries d'expériences, nous tirerons les conclusions suivantes :

A. Il n'est guère possible de faire adopter des larves de *Solenopsis* par *Leptothorax* en présence de couvain de *Leptothorax*.

B. Lorsqu'on opère en supprimant le couvain de *Leptothorax*, l'élevage des *Solenopsis* est freiné par l'apparition des premiers œufs et surtout des premières larves de *Leptothorax*. La plupart des prénymphes de *Solenopsis* que nous avons obtenues (33 sur 38) se sont formées avant l'éclosion des larves de *Leptothorax*. Tout ce qui retardait l'apparition et l'accumulation du couvain de *Leptothorax* favorisait l'élevage des *Solenopsis*. La présence d'une reine féconde (mais hors d'une période de ponte) agissait ainsi, en limitant le nombre des œufs, car les ouvrières pondaient

alors relativement peu (à moins que leurs œufs ne fussent dévorés activement).

C. L'hivernage allonge le séjour en commun des larves et des Fourmis adopteuses en l'absence d'œufs et de larves de *Leptothorax*. Les larves de *Solenopsis* se développèrent plus vite et en plus grand nombre à la sortie d'un hivernage qu'au début d'une expérience sans hivernage, bien que le couvain de *Leptothorax* s'accumulât aussi vite dans les deux cas. Seules les colonies ayant hiverné ont conservé des ouvrières de *Solenopsis* en vie pendant cinq à sept semaines, au lieu de deux jours pour les autres colonies. Le refroidissement précédant l'introduction des *Solenopsis* (28 jours à 10° C) a pu contribuer à faciliter l'adoption.

D. Les meilleures conditions d'adoption semblent être les suivantes :

- 1° la colonie de *Leptothorax* a une reine féconde ;
- 2° cette colonie a hiverné au moins un mois (5 à 10° C) ;
- 3° elle reçoit du couvain de *Solenopsis* à la place du sien propre ;
- 4° elle est remise en hivernage pendant un à trois mois (5 à 10° C) avant d'être élevée au chaud.

E. Toutes les ouvrières de *Solenopsis* ainsi obtenues avaient une taille voisine du minimum pour l'espèce (1,2 à 1,3 mm). La durée de leur stade prénymphal était proche de dix jours, celle de leur stade nymphal voisin de trente jours.

Conclusion.

Rappelons que *Solenopsis fugax* et *Leptothorax nylanderii* ont des biotopes tout différents : les *Solenopsis* vivent en terre où elles sont facilement prédatrices de couvain d'espèces plus grosses qu'elles (Lestobiose de Forel, 1923) ; les *Leptothorax* vivent dans le bois mort sur les sols humifiés des forêts ou des bosquets. Les ouvrières de *Leptothorax* sont aptes à pondre très activement tandis que nous n'avons jamais vu un œuf d'ouvrière de *Solenopsis*.

Les sociétés de ces deux espèces sont normalement fermées réciproquement à l'égard des individus de l'espèce étrangère. Cependant, il est possible de faire admettre dans une société des larves de l'autre espèce qui sont adoptées plus ou moins complètement.

La présence d'une reine normale dans une colonie de *Leptothorax* semble favoriser indirectement l'adoption de larves de *Solenopsis*, tandis que la présence d'une reine de *Solenopsis* avec ses ouvrières gêne l'adoption de larves de *Leptothorax*. Un hivernage en commun favorise l'adoption de larves de *Solenopsis* par *Leptothorax*, mais ne modifie guère l'adoption de larves de *Leptothorax* par *Solenopsis* (ici, peut-être, l'hivernage de deux mois fut-il trop court). La présence de couvain de *Leptothorax* dans la colonie de *Leptothorax* empêche les Fourmis d'adopter des larves de *Solenopsis* ; le développement rapide du couvain original peut rompre les liens d'adoption entre les *Leptothorax* adopteuses et les *Solenopsis* adoptées.

Lorsque des *Solenopsis*, adoptées par des *Leptothorax*, parviennent à l'âge adulte, les liens qui les unissent à leur société d'adoption tendent à se rompre plus ou moins vite suivant les conditions d'expérience ; ceci se traduit par l'élimination plus ou moins rapide des individus adoptés. Les liens d'adoption peuvent également disparaître lorsque les adoptés (*Solenopsis* ou *Leptothorax*) sont à l'état larvaire. Dans d'autres expériences, nous avons observé des ruptures d'adoption aux stades prénymphe et nymphe de l'adopté.

Nous n'avons pas essayé de faire adopter de prénymphe ni de nymphes. De tels essais ont été réussis en abondance par FOREL (1920), qui ne signale pas expressément d'adoption de larve suivie de succès.

Résumé.

En l'absence de son propre couvain, *Solenopsis fugax* a élevé des larves de *Leptothorax nylanderi*, à la température de 22°C. Les ouvrières de *Solenopsis* détruisirent une partie de ces larves mais nourrirent celles qu'elles épargnèrent ; ces dernières grossirent lentement pendant cinq à six mois, sans atteindre le stade prénymphe. Lorsque les ouvrières de *S. fugax* et les larves de *L. nylanderi* furent soumises ensemble à un hivernage préalable, elles donnèrent les mêmes résultats que sans hivernage. La présence d'une jeune reine de *Solenopsis* fut défavorable aux larves de *Leptothorax*.

Inversement, *L. nylanderi* fut capable d'élever, à la température de 22°C, des larves de *S. fugax* et de les amener jusqu'au stade adulte. En présence de leurs propres larves, les ouvrières de *L. nylanderi* détruisirent rapidement toutes les larves de *S. fugax* introduites dans leur nid. D'autre part, un jeune couvain de *Leptothorax* remplaçait plus ou moins rapidement les larves de *Leptothorax* enlevées au préalable ; sa présence était alors défavorable au développement des larves de *Solenopsis*. Un hivernage en début d'expérience fut plutôt favorable aux *S. fugax*, de même que la présence d'une reine féconde de *Leptothorax*. Les *Solenopsis* ainsi obtenus n'ont pas vécu plus de sept semaines. Ils étaient tous de caste ouvrière et de taille très petite.

Summary.

When its own eggs and larvae missed, *Solenopsis fugax* bred larvae of *Leptothorax nylanderi*, at a temperature of 22°C. The *Solenopsis* workers killed some of this larvae and fed the others; these slowly grew bigger during five or six months but never reached the pre-pupa stage. The result was the same if the workers of *S. fugax* and the larvae of *L. nylanderi* overwintered together or not at all. A young *Solenopsis* queen being there was noxious to the larvae of *Leptothorax*.

On the contrary, *L. nylanderi* has been able to breed larvae of *S. fugax*

up to the imago stage, at a temperature of 22°C. When its own larvae were in the nest, together with larvae of *S. fugax*, the workers of *L. nylanderi* killed the larvae of *S. fugax*. On the other hand, new eggs and young larvae of *Leptothorax* had to replace, more or less quickly, the larvae which had been taken away, and that was noxious to the growth of *Solenopsis* larvae. An overwintering at the beginning of the experiment was rather favourable to *S. fugax* as was the presence of a fecund *Leptothorax* queen. The *Solenopsis* thus obtained lived no longer than seven weeks. They all were workers and very small.

РЕЗЮМЕ

Будучи лишен собственных яиц *S. Fugax* вырастил личинки *L. Nylanderi* при температуре в 22° Цельсия. Личинки *Leptothorax* были сначала частично уничтожены, но те, которые остались, медленно развивались в продолжении пяти или шести месяцев, но не достигли предкукольной стадии. Зимовка в начале испытания не увеличила шансов к усыновлению. Присутствие молодой царицы у *S. Fugax* было неблагоприятно для личинок *Leptothorax*.

Наоборот, *L. Nylanderi* был способен вырастить при температуре в 22° Цельсия личинки *S. Fugax* и довести их до взрослой стадии. Такого рода воспитание оказалось невозможным в присутствии личинок *L. Nylanderi*. Молодая детка (яйца и личинки) *Leptothorax* заменяла более или менее быстро упраздняемую детку; ее присутствие было тогда неблагоприятно для развития личинок *S. Fugax*. Зимовка в начале испытания была скорее благоприятна для *Solenopsis*, также как и присутствие оплодотворенной царицы *Leptothorax*. *S. Fugax* выведенные таким путем жили не более семи недель. Все они принадлежали к рабочей касте и были очень маленького роста.

AUTEURS CITÉS

1920. FOREL (A.). — *Les Fourmis de la Suisse*, Genève, Kündig, édit. — 1923. *Le Monde social des Fourmis du globe*, Genève, t. 4, Kündig, édit.
 1951. LE MASNE (G.). — Échanges de nourriture, trophallaxie et transports mutuels chez les Fourmis (*Traité de Zoologie*, sous la direction de P.-P. GRASSÉ, Paris, 10, fasc. 2, 1105-1121). — 1953. Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les Fourmis (*Ann. Sc. Nat.*, Paris, 15, fasc. 1, 1-56).

LES ÉCHANGES TROPHALLACTIQUES PROCTODÉAUX CHEZ LA FOURMI : *TAPINOMA ERRATICUM* (*DOLICHODERIDÆ*)

par

Claude TOROSSIAN

(Laboratoire d'Entomologie Faculté des Sciences de Toulouse.)

En élevant des colonies de la fourmi : *Tapinoma erraticum* (*Dolichoderidæ*) composées d'ouvrières, d'une ou plusieurs femelles et de larves à des stades différents de leur développement, dans un appareil entretenant, le jour, des températures voisines de l'optimum thermique, et la nuit des températures plus basses, nous avons observé l'existence, à côté d'échanges trophallactiques stomodéaux fréquents et réguliers, d'un certain nombre d'échanges trophallactiques proctodéaux.

[Nous avons décrit de tels échanges trophallactiques proctodéaux chez un autre *Dolichoderidæ* : *Dolichoderus quadripunctatus* (ces échanges, très fréquents chez cette fourmi, s'observent, en relation avec le cycle biologique, dans tous les types de colonies, avec ou sans femelle. Ils débutent avec la reprise de la ponte et l'apparition des larves. L'aliment proctodéal est alors distribué au couvain et aux autres membres de la colonie.)]

Chez *Tapinoma erraticum*, le phénomène débute généralement lorsqu'une ouvrière quelconque rencontre, au hasard de ses déplacements dans le nid, un groupe de larves. L'ouvrière errante s'arrête aussitôt et commence à palper les larves avec ses antennes. Puis elle s'attarde plus spécialement sur une seule larve (de 1,6-1,7 mm par exemple), promenant ses antennes assez rapidement sur la région ventrale de la larve et plus longuement sur le « cône » buccal.

Après cette première étape, l'ouvrière reploie brusquement son abdomen vers le bas et émet simultanément par l'anus une gouttelette d'une substance blanchâtre, de consistance nettement visqueuse (diamètre moyen 0,1-0,2 mm).

Elle saisit ensuite cette gouttelette entre ses mandibules et la dépose sur le cône buccal de la larve. Toutes ces opérations sont effectuées généralement en une dizaine de secondes.

L'ouvrière et la larve restent ainsi, bouche contre bouche, pendant un temps variable, de l'ordre de 16 à 18 secondes, à l'issue duquel, la larve ayant absorbé la gouttelette, l'ouvrière s'en sépare.

A ce « schéma type » assez voisin de celui que nous avons décrit chez *Dolichoderus quadripunctatus* pour l'émission et la distribution de l'ali-

ment proctodéal, se rattache un certain nombre de variantes qui permettent aux ouvrières d'utiliser à leur propre compte ce même aliment proctodéal.

Nous avons observé plusieurs fois les manœuvres d'ouvrières interceptant la gouttelette proctodéale, normalement destinée à la larve. Le vol se situe au moment où l'ouvrière donneuse, l'abdomen reployé vers le bas, émet par l'anus la gouttelette proctodéale. Cette même ouvrière donneuse, n'ayant pas encore saisi la gouttelette entre ses mandibules, est assaillie par une ouvrière quelconque qui, après quelques brefs tapotements d'antennes, se précipite sur la gouttelette, qu'elle absorbe aussitôt. L'ouvrière donneuse ne bouge pas et n'offre aucune résistance. Elle peut même *relever brusquement son abdomen* jusqu'à faire un angle de 40-50° environ avec l'horizontale. L'ouvrière quémandeuse se précipite alors sur la gouttelette qui apparaît à l'extrémité de l'abdomen. Une deuxième ouvrière survenant à ce moment-là participera éventuellement au repas sans aucune opposition.

Les ouvrières peuvent donc, occasionnellement, se nourrir d'aliment proctodéal, mais cet apport supplémentaire de nourriture reste peu important au point de vue quantitatif (dans tous les cas étudiés).

Enfin, on peut observer dans certains cas, rarement réalisés, un comportement très particulier de l'ouvrière donneuse, lorsqu'elle dépose accidentellement, semble-t-il, la gouttelette proctodéale sur une région du corps de la larve autre que le mamelon buccal. La gouttelette n'est évidemment pas absorbée par la larve, mais l'ouvrière donneuse, très rapidement, applique à nouveau sa bouche, mandibules fermées, sur la gouttelette qu'elle absorbe assez lentement (50-60 secondes). **Il y a donc dans ce cas particulier auto-utilisation de l'aliment proctodéal.**

De cette première série d'observations portant sur la fourmi *Tapinoma erraticum* on peut essayer de dégager les caractères généraux des échanges trophallactiques proctodéaux tels qu'ils apparaissent dans cette espèce : les larves semblent être les principales bénéficiaires de l'aliment proctodéal, mais les ouvrières de la colonie peuvent s'en procurer en certaines circonstances. Toutefois, qu'il soit distribué aux larves ou aux ouvrières, l'aliment proctodéal constitue, au point de vue quantitatif, un apport de nourriture *peu important*. A titre d'exemple, 70 minutes d'observations continues au binoculaire nous ont permis de reconnaître avec certitude seulement trois échanges trophallactiques proctodéaux dans le sens ouvrière-larve, et deux tentatives restées vaines par ailleurs : recourbement de l'abdomen vers le bas non suivi de l'émission de la gouttelette.

Les échanges trophallactiques *stomodéaux* occupent, au contraire, la plus grande part dans l'activité trophique de la colonie de *Tapinoma erraticum*.

Conclusions.

1° Caractères généraux des échanges trophallactiques proctodéaux.

Les échanges trophallactiques proctodéaux existent donc chez les deux espèces de *Dolichoderidæ* les plus répandues dans la région Toulousaine : *Tapinoma erraticum* et *Dolichoderus quadripunctatus*. Ils se déroulent chez les deux espèces de façon presque semblable, mais il y a une différence essentielle d'ordre quantitatif : alors que, chez *Dolichoderus quadripunctatus*, ils occupent une place importante dans l'activité trophique de la colonie, chez *Tapinoma erraticum* ils paraissent être tout à fait secondaires.

2° Nature et valeur de l'aliment proctodéal des « *Dolichoderidæ* ».

L'aliment proctodéal est un aliment élaboré véritable, et la pratique des échanges trophallactiques proctodéaux chez les *Dolichoderidæ* ne peut en aucun cas s'assimiler à une coprophagie, car les fèces sont brunes ou très foncées, alors que la gouttelette proctodéale, dans tous les cas observés, se présente comme une substance hyaline plus ou moins blanche. De plus, sa grande fréquence d'émission, en période d'évolution du couvain, est une autre preuve en faveur de la nature alimentaire stricte de la gouttelette proctodéale.

L'aliment proctodéal des *Dolichoderidæ* est donc un véritable aliment élaboré, dont nous n'avons pas pu encore préciser la composition.

L'existence régulière chez certaines espèces de *Dolichoderidæ* de la trophallaxie proctodéale permet d'étendre aux fourmis la notion de trophallaxie telle qu'on la rencontre chez les Termites (trophallaxie stomodéale et proctodéale).

On peut donc essayer de comparer les *Dolichoderidæ* et les termites insectes sociaux, qui présentent tous deux des échanges trophallactiques ayant atteint leur degré de complexité le plus élevé.

Les *Dolichoderidæ*, fourmis évoluées, ont notamment des larves très particulières, incapables de mouvements, et qui dépendent entièrement de la colonie au point de vue trophique.

Il est dit, à propos de l'alimentation et des relations larves adultes chez les termites, que « l'un des caractères fondamentaux de la termitière est la dépendance trophique plus ou moins complète pour le couvain, toujours totale pour les soldats, à l'égard de la société ».

Il est intéressant de constater que c'est seulement dans la famille des *Dolichoderidæ* où la dépendance des larves à l'égard de la société est poussée à son degré maximum que l'on observe de tels échanges proctodéaux.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

1953. BRIAN (M.-V.). — Oviposition by workers of the ant *Myrmica* (*Physiologia Comparata et Oecologia*, **31**, 3, n° 1, p. 25-36).
1921. FOREL (A.). — *Le Monde Social des Fourmis* (Kundig, Genève).
1949. GRASSE (P. P.). — *Traité de Zoologie*, t. 9, p. 498.
1951. LE MASNE (G.). — Échanges de nourriture, Trophallaxie et transports mutuels chez les fourmis (*Traité de Zoologie* de P. P. GRASSE, t. 10, f. 11).
1958. TOROSSIAN (Cl.). — L'Aliment Proctodéal chez la Fourmi « *Dolichoderus quadripunctatus* » (*C. R. Ac. Sci.*, **246**, p. 3524-3526). 1959. — Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la fourmi « *Dolichoderus quadripunctatus* » (*Insectes Sociaux*, v. 6, n° 3, en cours de parution).
1926. WHEELER (W. M.). — *Les Sociétés d'Insectes, leur origine, leur évolution* (Paris, Doin).
-

CONSTRUCTION DIRIGÉE CHEZ *DOLICHOVESPULA MEDIA*

par

M. VUILLAUME et G. NAULLEAU

(Faculté Sciences Rennes, Coll. Scient. Univ. d'Angers et Laboratoire d'Éthologie
de Bures-sur-Yvette, Seine-et-Oise.)

1^o Généralités.

S'il existe une forme théorique idéale pour les nids de Vespides, dans la nature cette forme dépend en partie de l'environnement immédiat, des obstacles qui peuvent entraver l'agrandissement des nids, qu'ils soient aériens, souterrains ou logés dans des anfractuosités.

Toutefois, l'involucre n'est plus construit si l'anfractuosité dans laquelle le nid est logé est trop exiguë. Ceci permet tout d'abord d'affirmer que la construction d'un involucre n'est pas pour les guêpes un phénomène obligatoire. L'involucre peut n'être construit que sur une face, si le reste du nid est appliqué contre une paroi rigide, fixe. Nous avons obtenu la construction de tels nids (une, deux ou trois faces planes) sans involucre, le nid s'agrandissant par une face latérale seulement et par la partie inférieure, en plaçant ces nids dans un trièdre. Nous avons vu par ailleurs le comportement étrange des Guêpes souterraines (*V. germanica*), qui creusent le sol et rapportent la terre au-dessus du nid pour refaire, de ce nid placé sur le sol, un nid souterrain (VUILLAUME, NAULLEAU). Dans ce cas, encore, la construction se fait seulement sur une face, la base du nid.

Les *Dolichovespula media* qui construisent dans les arbustes rencontrent des obstacles (feuilles, branches, murs) qu'elles ne peuvent déplacer. Leurs nids seront construits en fonction de ces obstacles qu'ils incorporent dans leurs constructions s'ils sont de petite taille (feuilles, brindilles). S'ils sont plus volumineux, ils serviront de limite à la construction et de support au nid qui sera accolé ou accroché à la paroi rigide (mur par exemple) par sa face supérieure ou par une face latérale.

S'il s'agit d'un nid placé dans une anfractuosité, celle-ci a, au départ, une forme, un volume idéal que la fondatrice choisit comme emplacement de son futur nid. Il est certain que deux nids de *V. crabro* situés l'un dans un trou d'arbre, l'autre dans un grenier, à califourchon sur des poutres comme nous en avons récolté, n'ont pas la même structure. La répartition des rayons et la forme de l'involucre sont différentes dans les deux cas.

2^o Réaction des ouvrières à des bandes de papier placées sur l'involucre.

1^o **Perpendiculaires au bord de l'involucre.** — L'expérimentateur peut-il aider la guêpe à construire l'involucre et lui imposer parfois des formes différentes des formes naturelles ?

Si, perpendiculairement au bord d'un feuillet d'involucre en construction de *Dolichovespula media*, nous collons un morceau de papier rectangulaire large de 2 cm, de telle sorte que le papier dépasse de 1 à 2 cm le bord X'Y' de ce feuillet et qu'il soit dans le prolongement de celui-ci, ce papier est adopté par les *D. media* qui l'incorporent immédiatement dans la construction (voir fig. 1, A, B, C).

Les boulettes servant à la construction sont placées comme l'indique le

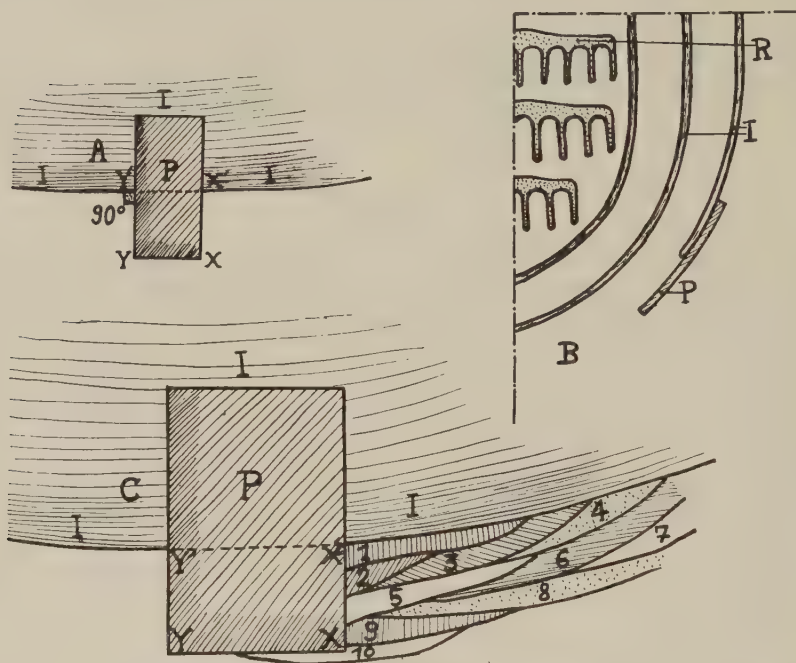


FIG. 1. — Bande de papier (P) collée perpendiculairement par le bord de l'involucre (I).

A, vue de face ; B, vue de profil ; C, vue de face montrant les différentes étapes de la construction.

LÉGENDE COMMUNE A TOUTES LES FIGURES.

P, bande de papier ; I, involucre ; R, rayons de couvain ; CP, cône de papier ; CY, cylindre de papier ; O, trou d'entrée.

schéma c, figure 1, avec souvent un décalage quant à l'avancement de la construction sur les deux côtés de la bande de papier.

Dès que la construction atteint d'un côté le niveau XY, les guêpes reprennent de l'autre côté au niveau X'Y' ou entre Y'Y, si la construction n'a pas été nulle sur ce côté-là. Quand le feuillet de l'involucre atteindra des deux côtés le niveau XY, la construction se poursuivra normalement, la bande de papier se substituant à un fragment d'involucre. En effet, la bande de papier n'est jamais doublée d'un feuillet normal, elle est utilisée par les guêpes comme une partie intégrante de l'involucre.

2° **Bandes obliques** (Photo I haut). — Si nous collons notre bande de papier de biais, le bord de celle-ci faisant avec le bord du feuillet d'involucre un angle X inférieur à 90° (fig. 2 A) la construction cesse à l'intérieur de l'angle X , pour se poursuivre normalement en Y , le bord du feuillet cons-

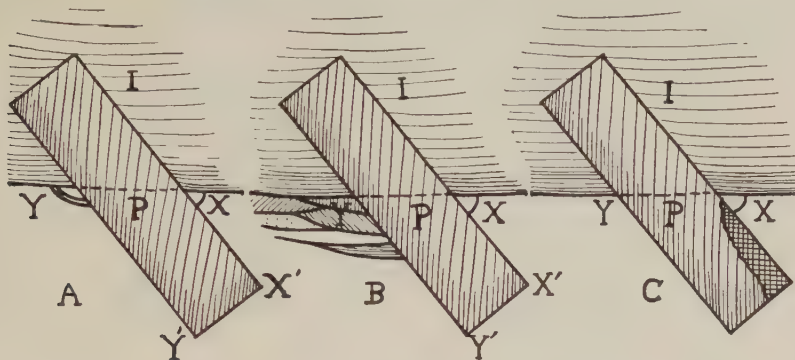


FIG. 2. — Bande de papier (P) collée de biais sur le bord de l'involucre (I), l'angle X étant inférieur à 90° . Vue de face.

A, schéma de l'expérience ; B, début de construction du côté de l'angle obtus Y ; C, l'angle X étant trop aigu, les guêpes rongent la partie quadrillée de la bande de papier (P) pour leur permettre de construire dans cet angle.

truit venant se souder exactement avec le bord YY' de la bande de papier. Elle reprendra en X quand elle aura progressé en Y (fig. 2 B), à condition que l'angle X soit supérieur à une certaine valeur que nous n'avons pas encore déterminée. Si cet angle est plus petit (fig. 2 C), les guêpes déchiquent la bande de papier dans l'angle X après avoir avancé la construction

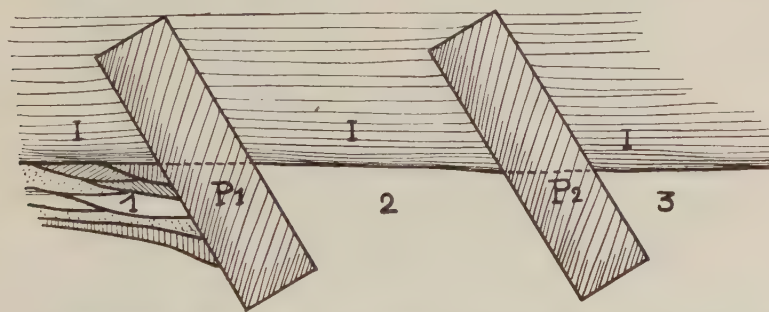


FIG. 3. — Deux bandes de papier (P_1 et P_2) collées de biais sur le bord de l'involucre (I). Vue de face. La construction commence d'abord en 1.

en Y . La partie quadrillée (en X) sera enlevée avant que la construction soit entreprise à cet endroit. Cette nécessité de détruire une partie de la bande de papier est justifiée par la position qu'occupe la guêpe au moment où elle dépose des boulettes. Elle se place à califourchon sur le feuillet en construction, la tête dans l'angle, et étire ses boulettes en progressant à reculons. Il est visible qu'à partir d'un certain angle la guêpe ne peut plus avancer

suffisamment pour utiliser sa boulette. C'est alors qu'elle effectue l'entaille dont nous venons de parler. Ce qu'elle fait alors de sa boulette quand, de retour au nid, elle se trouve devant une telle situation, l'état actuel de nos recherches ne nous permet pas de le préciser.

Si, au lieu d'une bande oblique, nous en plaçons deux, la construction se

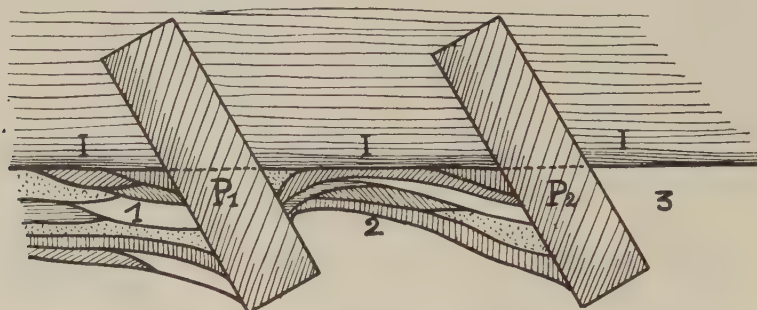


FIG. 4. — Évolution de la figure 3. Alors que la construction continue en 1, elle débute seulement en 2.

Notez ici le deuxième mode possible de réaction des guêpes dans un angle aigu. En P_1 , une boulette de carton a été utilisée pour combler seulement la « zone critique » et faire d'un angle aigu, un angle presque droit. Les boulettes suivantes sont étirées de telle sorte que l'angle que fait la tangente à la courbure du feuillet d'involucre en construction et le bord de la bande de papier restent droit ou obtus.

poursuit comme dans le cas précédent (fig. 3). Les guêpes commencent à fixer la bande de papier à l'involucre en 1 (fig. 4). Par la suite seulement, la construction se poursuivra en 2 puis en 3 (construction en escalier). Les travaux exécutés en 1, 2 ou 3, le sont-ils par une seule ouvrière ou par

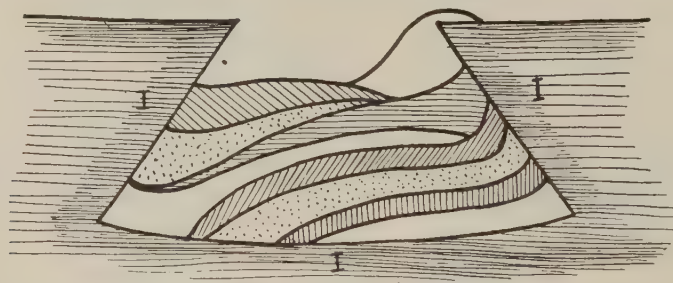


FIG. 5. — Brèche trapézoïdique sur le bord de l'involucre (I) montrant les différentes phases de la réparation. Notez également la disposition des bandes qui tendent à transformer l'angle aigu en angle droit ou obtus, comme sur la figure 4.

plusieurs ? Nous ne pouvons pas encore le dire. Il ressort de cette expérience qu'un angle aigu est toujours considéré comme un obstacle par la guêpe qui commence toujours à construire là où la tâche lui est plus simple. Nous notons également que la construction, dans le cas d'un angle aigu supérieur à une valeur non encore déterminée, aboutit toujours à un arrondi supprimant l'angle aigu dans lequel l'ouvrière travaille difficilement (fig. 4). Elle se

fait toujours entre les deux bandes de papier parallèles avec une vitesse plus grande du côté de l'angle obtus. Notons ici le comportement de la guêpe dans un angle aigu. Celui-ci étant supérieur à une valeur limite, la destruction partielle, dont nous avons parlé précédemment, n'est pas pratiquée.

Étudiant la reconstruction des brèches chez les nids de Vespides (*media* et *germanica*), nous avons observé également que les guêpes commencent toujours par supprimer un des angles aigus d'une brèche trapézoïforme. Les couches successives étaient déposées par les guêpes suivant le schéma (fig. 5).

3^o Réactions des ouvrières

à des « ponts » de papier établis entre deux feuillets (photo I, bas).

Jusqu'ici, nous n'avons envisagé que des bandes de papier assez rapprochées de l'involucre. Il suffit de regarder un nid de *D. media* pour cons-

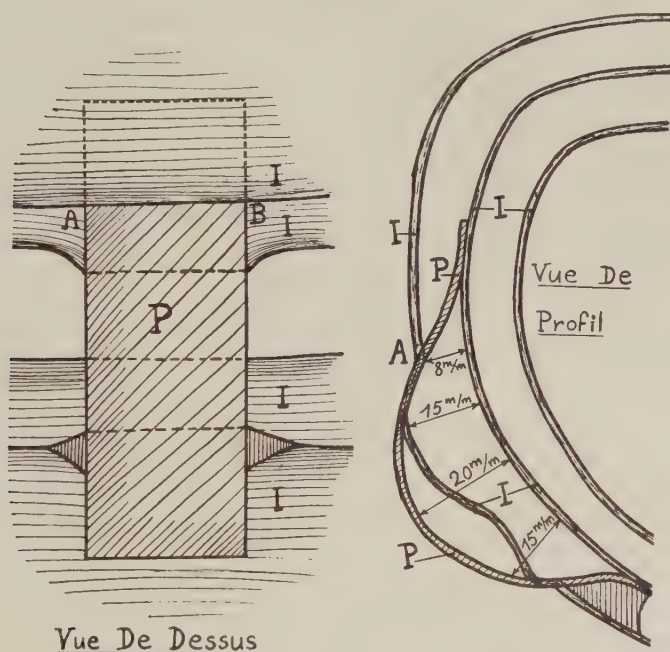


FIG. 6. — Bande de papier (P) collée sur l'involucre (I) en formant un pont avec celui-ci. Vue de dessus et vue de profil.

tater que l'espace entre deux feuillets est à peu près constant, au moins quand aucun obstacle ne vient s'interposer dans le nid au moment de sa construction. Nous avons voulu voir dans quelle mesure cet espace pouvait varier, en collant des bandes de papier aux deux extrémités, pour que celles-ci forment « un pont » avec le feuillet d'involucre inférieur (fig. 6). Ces ponts, placés perpendiculairement au bord en construction d'un feuillet,

s'écartaient plus ou moins du feuillet de l'involucre sur lequel ils étaient fixés ; ils étaient en contact avec le feuillet supérieur en construction (AB à gauche ou point A à droite). La construction du feuillet est alors sensiblement modifiée en fonction de la bande de papier.

La bande de papier s'écartant progressivement du feuillet inférieur, l'involucre en construction va s'écarter aussi sensiblement, la bande de papier lui étant substituée sur une certaine longueur, jusqu'au moment où la distance qui sépare cette bande du feuillet inférieur devient nettement trop grande (12-14 mm). C'est alors que les guêpes construisent un nouveau feuillet, entre la bande et l'involucre ; le nouveau feuillet se rapproche progressivement du feuillet inférieur, la distance séparant les deux devenant vite normale. C'est

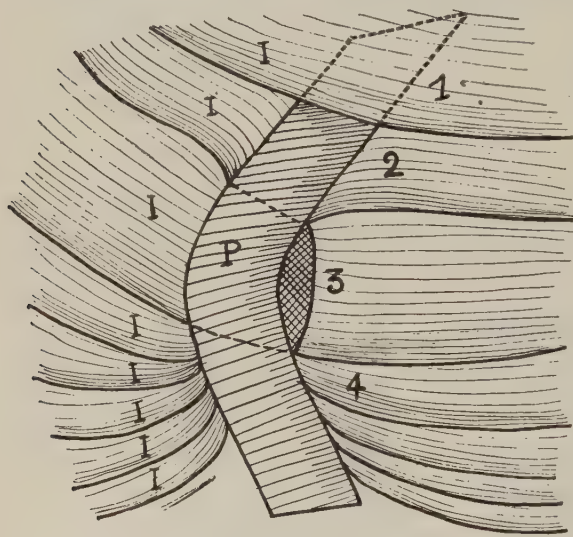


FIG. 7. — Évolution de la figure 6 ; 1, 2, 3 et 4, feuillets construits successivement.

alors un feuillet continu qui va être construit et qui passera en dessous du pont. La construction sera symétrique à celle-ci, quand le feuillet intermédiaire approchera à nouveau de la bande de papier. Il s'écartera sensiblement du feuillet inférieur et la bande de papier lui sera vite substituée. Mais, alors que précédemment un feuillet intermédiaire était construit en dessous du pont, il n'y aura pas de feuillet ajouté, mais une discontinuité entre les deux parties (à gauche

et à droite de la bande) de l'involucre. La bande de papier va constituer un point de départ de la construction (voir fig. 6).

Quand le feuillet suivant sera construit, au niveau de la bande, cette solution de continuité persistera. Le dôme servira à l'édification de ce feuillet dans la mesure où il sera suffisamment éloigné du feuillet intermédiaire dont nous venons de parler. Dès que cette distance sera trop faible, le feuillet supérieur en construction s'incurvera à son niveau. Si nous numérotions nos feuillets, nous avons :

- 1° Celui sur lequel est collée la bande ;
- 2° Le feuillet intermédiaire ou le feuillet en construction au moment où nous avons collé la bande ;
- 3° Le feuillet arrivant à incorporer dans la construction le dôme de la bande de papier.

Il nous faudra un feuillet n° 4 pour que cette irrégularité disparaisse en

recouvrant l'ensemble (fig. 7). Ce feuillet n° 4 ne sera pas construit à partir du sommet de l'involucre, mais juste au-dessus de cette bande de papier.

Ce problème des bandes de papier, les guêpes ont à le résoudre souvent dans la nature quand elles se trouvent en présence de larges feuilles. Celles-ci sont incorporées dans la construction de l'involucre et sont responsables des irrégularités que l'on observe fréquemment sur celle-ci.

4° Modifications dues à la présence d'obstacles coniques (photo II, haut).

Des problèmes d'un autre genre se posent quand il s'agit d'obstacles perpendiculaires au nid (branches d'arbres). Sur les nids, nous avons fixé, perpendiculairement à l'involucre, des cônes de papier de 1,5 cm de diamètre à la base de 3 cm de hauteur. Ils sont incorporés sans difficulté dans le feuillet en construction, celui-ci s'incurvant simplement un peu au niveau du cône (fig. 8). Nos expériences trop peu avancées ne nous permettent pas encore de préciser les réactions des ouvrières aux variations d'inclinaison et de dimensions des cônes.

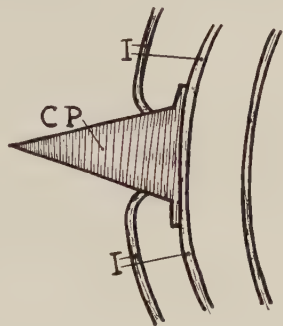


FIG. 8. — Cône de papier (CP) collé perpendiculairement sur l'involucre (I).

5° Construction de l'involucre au niveau du trou de sortie.

Un nid idéal de *V. media* compte une seule ouverture située à sa partie inférieure. Sur chaque feuillet, les trous sont exactement superposés.

Nous avons fait une brèche jusqu'au nid à couvain dans l'involucre, à proximité du trou d'entrée (fig. 9 A) ; les guêpes ont retouché cette brèche en réservant un deuxième trou d'entrée (fig. 9 B). La réparation étant terminée, nous avons supprimé sur chaque feuillet la bande séparant les deux trous (fig. 9 C). Quelques heures après, l'ensemble ne comporte plus qu'un orifice ovale (fig. 9 D), lequel va être partiellement fermé par la suite, pour laisser place à un orifice rond de 1,5 cm de diamètre environ. Ce diamètre semble à peu près constant après reconstruction à la suite des diverses modifications que l'on peut faire subir au nid.

Si, en effet, nous collons une bande de papier pour obstruer en partie ce trou, les guêpes la mordent de leurs mandibules et en éliminent des morceaux jusqu'au moment où son contour redevient circulaire.

Si nous collons un manchon de papier de 2 cm de long, de diamètre voisin de celui du trou de sortie, pour prolonger celui-ci à l'extérieur du nid, les guêpes l'éliminent toujours à partir de la base, bien qu'elles entrent et

sortent normalement par ce manchon (fig. 10). Elles mordent l'involucre et le papier, tout autour du cylindre en A et B, jusqu'au

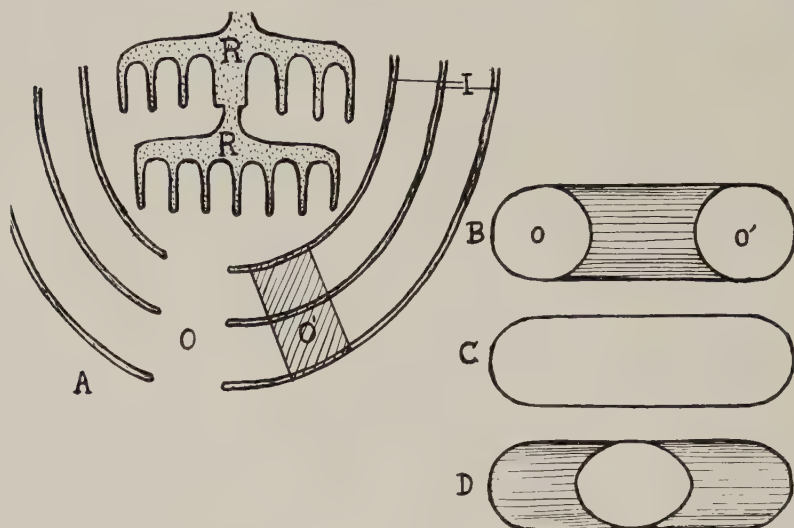


FIG. 9. — A, brèche O' en hachures, faite jusqu'au couvain près de l'ouverture normale O. Vue de profil B, entrée O et brèche O', vue de face après réparation ; C, la bande reliant O et O' est supprimée ; D, réparation de ce vaste orifice allongé.

moment où il tombe, après quoi les guêpes réparent l'orifice de l'involucre.

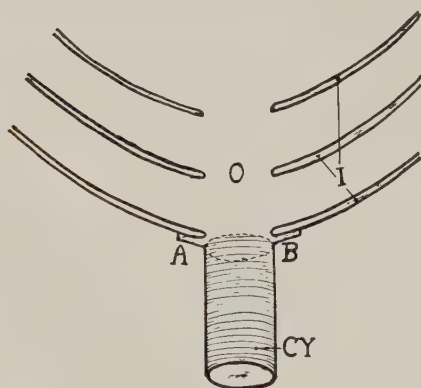


FIG. 10. — Cylindre de papier (CY) de 3 centimètres de long et de diamètre voisin de celui du trou d'entrée, collé en A et B sur le dernier feuillet de l'involucre (I), de façon que l'intérieur du cylindre corresponde au trou d'entrée O. Vue de profil.

S'il est possible de diriger en partie la construction de l'involucre (bandes de papier à distance convenable du feuillet inférieur), il est également facile de la guider au niveau de l'orifice de sortie. On peut, en effet, à l'aide de bandes de papier, faire communiquer deux feuillets successifs de l'involucre, l'un terminé, l'autre sur le point d'être terminé (photo II, bas). Après quoi, en orientant convenablement les bandes de papier, maintenues à une distance légèrement supérieure à la distance qui sépare normalement deux feuillets, il est facile de faire construire un involucre se terminant par une spire. La bande A est glissée entre deux feuillets et fixée sur le feuillet inférieur.

De telles ouvertures en spirales se trouvent parfois dans la nature.

Conclusion.

Dans cette étude de la construction dirigée chez *Dolichovespula media*, nous avons pu mettre en évidence le rôle des obstacles naturels sur la structure du nid. Nous avons vu également que des bandes de papier pouvaient être substituées à l'involucre. Celles-ci sont très bien acceptées par les guêpes, dont la plasticité de comportement rappelle celle que nous avons observée chez les abeilles quant à la nature des matériaux constituant les cupules d'élevage des larves royales (elles acceptent le verre, la paraffine, l'ozokérite, les matières plastiques aussi bien que la cire). Ici, le papier incorporé dans l'involucre a une composition voisine, il est vrai, de celle de l'involucre. La structure physique n'en reste pas moins très différente.

Summary.

In this paper, we show that the directed building by *Dolichovespula media* is possible. We show the part of natural obstacles in the building of the involucre.

Bands of paper can be included in this involucre, to take place of it. The structure of the entrance can be modified by adding oblique bands of paper, and can have a spiral form.

Zusammenfassung.

In dieser Arbeit wird gezeigt dass eine Lenkung des Baues bei *Dolichovespula media* möglich ist. Die Rolle der natürlichen Hindernissen im Bau der Hülle wird festgestellt. Papierstreifen können in die Hülle eingebaut werden und sie sogar besetzen. Die Struktur des Eingangs kann auch durch das schräge Einsetzen von Papierstreifen verändert werden und dadurch spiralförmig gestaltet.

BIBLIOGRAPHIE

1960. VUILLAUME (M.) et NAULLEAU (G.). — *Contribution à l'étude de la plasticité des comportements instinctifs chez les Vespides: la signification du nid* (sous presse).
-

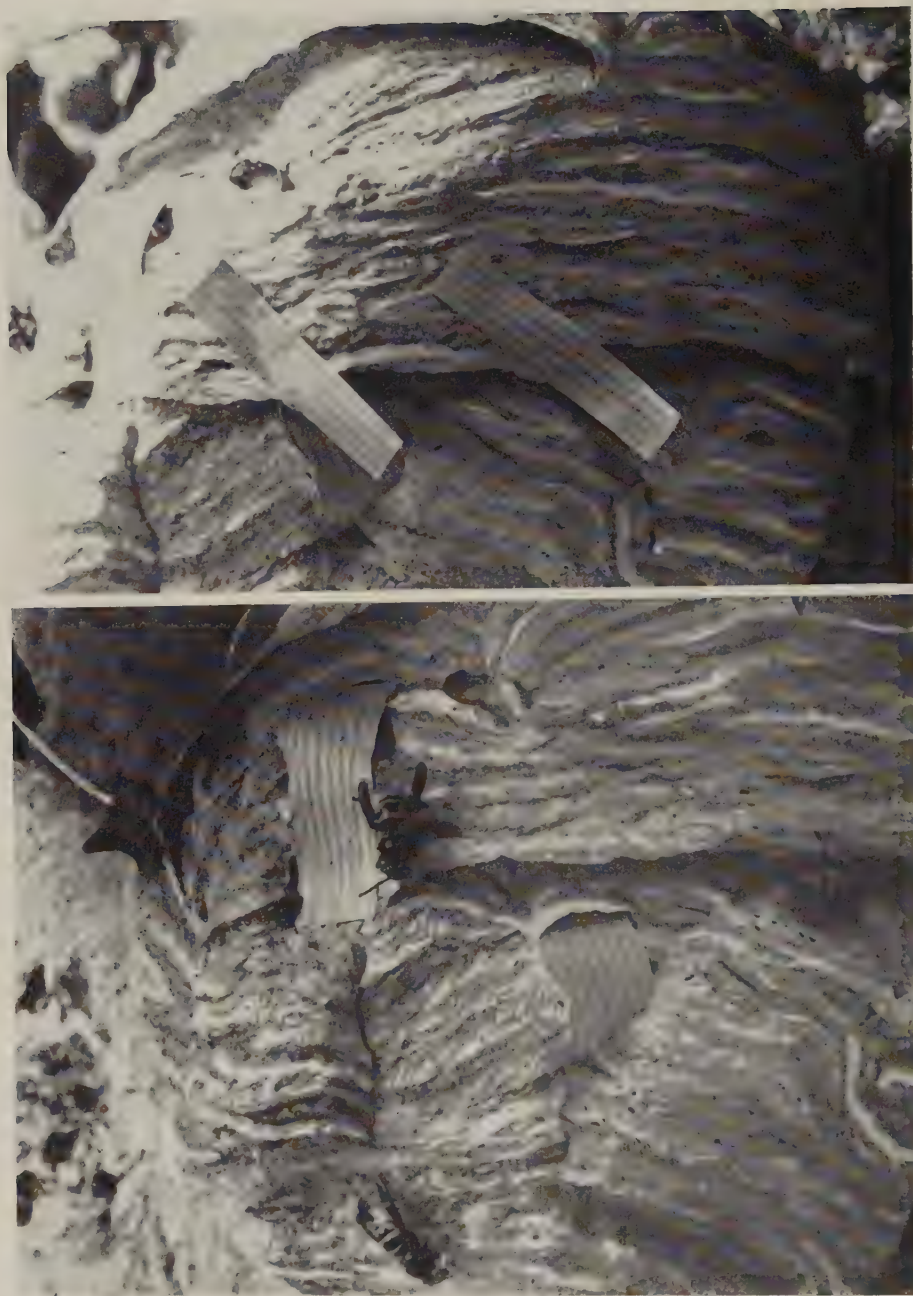


Photo 1. — NID EN CONSTRUCTION DE « *DOLICHOVESPULA MEDIA* ».

Haut : Deux bandes de papier collées obliquement par rapport au bord d'un feuillet d'involucre en construction. Notez la construction « en escalier », plus avancées sur le côté gauche. Elles vont progressivement être incorporées dans la construction et, à leur emplacement, elles remplaceront le feuillet d'involucre.

Bas : Bandes de papier collées sur l'involucre et faisant « un pont » avec celui-ci. Une des bandes va être incorporée dans l'involucre au moment où la construction du feuillet va arriver à son niveau. Notez le fléchissement de l'involucre au niveau des bandes.



Photo II. — TROU DE SORTIE EN SPIRALE D'UN NID DE « *DOLICHOVESPULA MEDIA* ».

Haut : Cônes de papier collés sur l'involucre et s'incorporant peu à peu dans le guêpier. Notez les bandes de papier obliques dont nous avons parlé (photo n° 1, haut), elles font maintenant corps avec un feuillet d'involucre.

Bas : Bande de papier « dirigeant » la construction en spire, au niveau du trou d'entrée du guêpier.

SPINNING MOVEMENTS IN THE LARVAE OF THE ANT, *FORMICA FUSCA*

by

D. I. WALLIS (1)

(*Department of Zoology, Cambridge, England*).

INTRODUCTION.

It is known that no spinning of the ant cocoon can occur until sand grains, small pieces of wood, or other rubble have been placed over the larva by the queen or workers (Wheeler, 1910). Since spinning occurs under this rubble pile, no observations seem to have been made in the way in which the cocoon is constructed. This paper describes the movement patterns involved in cocoon construction. Because of the difficulty of observation, the analysis of the movement patterns is based on data from relatively few larvae. Extensive data were collected from only three larvae, but short observations were made on many more which confirmed the description of the basic movement patterns.

During most of the larval stage the larva shows little movement. Strong movement begins a short while before the cocoon is spun and the first action of the larva is to anchor the sand grains, rubble, etc. with silk. Within the covering of rubble thus constructed the larva spins its cocoon, so that at the end of spinning the sand grains, etc. are attached to the outside of the cocoon (Donisthorpe, 1927).

Observations show that these early spinning movements (incipient spinning movements) occur some time before the larva is covered with rubble and they may be part of the stimulus situation which elicits the covering responses in the workers and queen. Experiments with anaesthetized larvae might help to answer this question. Worker larvae seem to have a 5-10 hour period of incipient spinning movements before covering with rubble is complete, but observation under the binocular microscope indicates that no silk is extruded during these incipient spinning movements. The tactile stimuli from the particles of rubble may elicit extrusion of silk in the larva. At least, it seems that the tactile stimuli from the particles are necessary for the continuation of the spinning movements.

Thus, without attention from the queen or workers a larva will soon work its way out of a pile of sand grains simply by performing the spinning movements. When larvae under piles of rubble are isolated from workers, they cease their spinning movements in a short while once they have worked their way out of the rubble. Normally the queen or workers cover the larvae up again whenever a large portion of the larval body becomes free of rubble—possibly chemical stimuli from the larval cuticle elicit the covering responses. Larvae frequently become uncovered during these early spinning movements and are re-covered by the queen or workers.

(1) This work was carried out while the author held a Research Studentship from the Agricultural Research Council in the Department of Zoology, Cambridge. I should like to express my thanks to Dr. W. H. THORPE, F.R.S., and Dr. R. A. HINDE for their advice and encouragement throughout this work, and also to Prof. Sir James GRAY, F.R.S., for permission to work in his department. I am grateful to Dr. Z. LEVINSON and P. GRATIER, Esq., for translating the summary for me.

1° Incipient and early spinning movements.

Observations were made under a binocular on larvae removed from their nests. Part of the rubble wall was removed so that the movements of the larva were visible but so that the spinning of the cocoon was not disturbed.

Incipient movements are simple and show none of the complexity of the later full spinning movements. They consist of a stretching and bending movement followed by a recovery movement (see Fig. 1). Initial movements may be more limited still, consisting merely of protrusion and retraction of the head into the body segments while in the bend position. The head is retracted into the first body segment and the 2nd. and 3rd. body segments are also somewhat contracted during the recovery phase. Typically there is very little sideways movement, although the head may

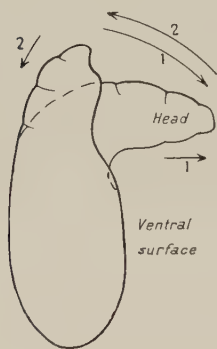


Fig. 1.



Fig. 2.

FIG. 1. — *Early spinning movements.* 1. Stretch/Bend Movement : bend position, stretching with protrusion of the head. 2. Recovery Movement, straighten, retraction of head into body segments.

FIG. 2. — “*Looping-the-Loop*” Behaviour. The figures show the successive positions of the larva within the cocoon.

move in an elliptical path. During the early stages of spinning when the larva is busy anchoring the sand grains together, similar thrust and retraction movements of the head occur. They seem to be carried out with no obvious directional component, but the larva does gradually shift its position, possibly due to a twisting component in the movements. The body may bend over at various angles during this phase and occasionally performs a sequence of movements which results in it turning through 180°; this will be called “looping-the-loop” (see Fig. 2).

This movement sequence starts with the animal in the bend position. Bend/stretch movements continue with no recovery movement; instead, the rear end of the animal follows the anterior end along the path of an arc. In Fig. 2, numbers indicate the various phases in this process. When the posterior end of the body is being drawn round, the anterior end must be anchored in some way against the rubble wall. When the head stretches forward, the posterior end of the body must be similarly anchored. This appears to be achieved by bracing the body against the rubble wall.

When the animal has moved through 180°, the typical bend/stretch and

recovery movements recur; the sand grains of this "new" end are then anchored together. It is not clear what stimulus elicits "looping-the-loop"—possibly the level of resistance of the rubble wall may serve. Thus, when the rubble has been anchored with silk its resistance to the movement of the larva increases; when this resistance reaches a certain level this may act to elicit "looping-the-loop".

The spinning glands open on the tip of the labium and during spinning the labial mouthparts are protruded and retracted rhythmically.

2° The spinning cycle.

Spinning of the cocoon takes about 16-20 hours. The large larvae of sexual forms seem to require no longer than worker larvae. The threads which make up the cocoon are not all of the same thickness, but there seems to be a gradation from thick to very thin threads. The former are darker and give the cocoon its veined appearance. These threads appear to be laid down earlier and possibly they are those which originally served to anchor the rubble together.

The full spinning movements may be split into two phases—a bend/stretch phase and a swing/recovery phase.

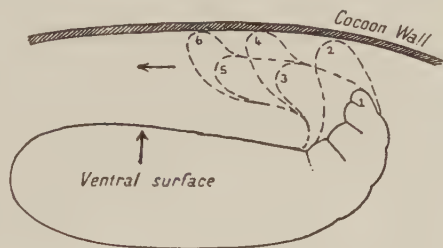


FIG. 3. — The bend/stretch phase.

2, 4, 6 = upward thrusts; 1-6 = Successive positions in the bend/stretch phase.

The bend/stretch phase. — The body bends over and the head and 1st. body segment or so stretch outwards towards the inner surface of the cocoon—see Fig. 3. This movement is repeated several times but in different positions, since the animal is bending farther and farther over (the head moving in a posterior direction). The larva is able to bend back at least half-way along the length of its body. It touches the inner surface of the cocoon with the labium, silk probably being deposited continuously. This phase must involve the progressive extension of the head and anterior segments, and the contraction of the ventral body-wall muscles in the anterior segments to give the bending component. After a bending movement, further extension occurs while the ventral body-wall muscles relax. This causes the head to touch the inner surface of the cocoon again—during bending the head appears to be away from the cocoon surface. The "bending movement followed by a further extension movement" sequence is repeated, and so on, and the phase must be terminated as a result of proprioceptive stimuli.

Thus, a number of thrusts are made against the inner surface of the cocoon during this phase. The limited data available show that for 3

large sexual larva the number of thrusts was in the range 6-9 with a mean figure of 7.6 ($n=18$). Smaller worker larvae performed fewer outward thrusts in this phase—the range recorded was 3-7 with a mean of 5 ($n=9$).

There is no sideways movement during this phase.

The swing/recovery phase. — The mouthparts of the head are in permanent contact with the inner surface of the cocoon and silk is deposited over a relatively large area. The head moves in a series of arcs, which

give it an overall direction opposite to that of the bend/stretch phase. The path of the head over the surface of the cocoon was observed under favourable conditions under the binocular microscope by removing some of the rubble from the outer surface of the incomplete cocoon. Approximate records were made of the path over which the head moves and these serve to bring out the essential features of the movement. Fig. 4 shows the (idealised) path of the head in the swing/recovery phase. The head moves in a series of arcs over the surface, which are the result of successive extension and retraction movements. With each arc the retraction movement lasts longer than the extension movement so that the general direction of head movement is towards the anterior end of the cocoon. The arcs decrease in magnitude towards the apex of the cocoon, where head movements are ill-defined and no clear arcs are traced out. The arcs are directed

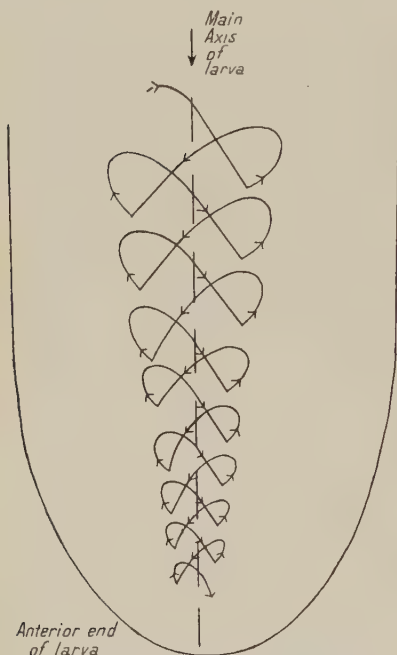


FIG. 4. — Idealised path of the head over the surface of the cocoon: "The swing/recovery phase."

successively to the left and then to the right of the main axis, so that a relatively large area of cocoon surface is covered. The swing/recovery phase is terminated by the return to an unflexed position in the cocoon and proprioceptive stimuli may again be utilised to signal the completion of the phase.

The number of arcs through which the head swings seems to depend on the size of the larva. Thus, 3 large sexual larvae (male) performed from 15-22 arcs during the swing/recovery phase; the mean figure is 18.0 ($n=21$). 2 smaller worker larvae performed only 4-8 arcs; the mean is 6.5 ($n=8$). The spinning of larger cocoons seems to involve a greater number of outward thrusts in the bend/stretch phase and a greater number of swings in the swing/recovery phase.

Rigid stretch movements. — During the swing/recovery phase, the larva is sometimes observed to brace itself against the cocoon wall and remain stationary in this position for a second or so. This will be termed a rigid stretch movement and it is easy to see that the cocoon is under tension during such a movement. Rigid stretch generally occurs at the end, or towards the end, of the swing/recovery phase. There may, however, be 2 or even 3 rigid stretch movements during one swing/recovery phase, but during the relatively late stages of cocoon spinning rigid stretch movements seem to occur less often. The rigidity of the cocoon wall, which depends on the amount of silk which has been laid down, may be the factor determining whether a rigid stretch movement is shown or not. When the wall is flabby the tactile stimuli resulting from this may elicit rigid stretch movements. When the wall is fairly rigid and is maintaining its shape no rigid stretch may be shown. One larva, while engaged in spinning one end of the cocoon which was well-formed, showed 41 full spinning cycles (bend/stretch plus swing-recovery phases) in which no rigid stretch movements were shown at all. This larva then "looped-the-loop" and commenced work at the other end of the cocoon. This end was not well-formed and the wall was still flabby. In 15 cycles a total of 28 rigid stretch movements were made, from 1-3 per cycle.

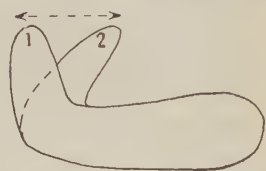


FIG. 5. — Rigid stretch movements. A phase of rigid stretch may occur in or between positions 1 and 2.

Clearly, rigid stretch movements are a plastic feature of the spinning cycle, elicited only by certain conditions. Fig. 5 indicates the position of the larva while performing rigid stretch movements. A movement performed in position 2 probably serves to give the end of the cocoon its characteristic rounded appearance. The movement would seem to have the function of stretching the newly deposited silk to the correct shape while it is drying and hardening.

The spinning cycle. — Thus, a full spinning movement is made up of a bend/stretch phase and a swing/recovery phase. The latter may incorporate one or more rigid stretch movements, which appear as a facultative component of the fixed patterns or spinning.

Table 1 gives the duration of the spinning cycles and compares those in which rigid stretch movements were shown with those in which they were not.

TABLE 1. — DURATION OF SPINNING CYCLES (Data from 3 Male Larvae).

	n	MEAN SECS.	RANGE	SIGNIFICANCE
All spinning cycles	56	53.6	33-75	
With no rigid stretch	34	51.2	33-65	P < .01
With rigid stretch	22	57.4	38-75	

The average length of a complete spinning cycle in a large sexual larva

is 53.6 secs., as the Table shows (unfortunately no data are available for worker larvae). Most of this time is spent in the swing/recovery phase, since the bend/stretch phase is performed relatively swiftly. It is during the latter that the silk is deposited in a regular pattern over the cocoon surface. However, when a rigid stretch movement occurs in the cycle this causes an increase in the mean performance time—see Table 1.

3° Rotary movements in the cocoon.

The end of the spinning cycle is often characterised by small circling and prodding movements of the head. These merge into twisting movements which start at the head but progress down the whole body. The twisting movements serve to turn the animal round inside the cocoon and are preparatory to the next spinning cycle, allowing silk to be deposited over a new region of cocoon surface. The larva rotates round its long axis through a certain angle and during this rotation the labium is no longer in contact with the cocoon surface. Extrusion of silk may cease during these rotary movements. The exact nature of the twisting movements is difficult to determine but the larva must brace itself against the cocoon wall at certain points in order to turn relative to the cocoon. Initially the head and anterior region of the body twist round while the posterior region is braced against the cocoon wall. A wave of contraction seems to pass backwards, asymmetrically down the body. Secondly, the anterior regions is braced against the cocoon wall and the posterior region twists round after it.

The angle of turning. — The angle twisted through seems to vary within fairly wide limits. The angle round the long axis at which successive spinning cycles were performed was estimated approximately while the larva was being observed under the binocular microscope. There is a relatively wide margin of error, since it is not possible to view the anterior end of the animal looking down its long axis, due to the opaqueness of the cocoon end. The animal was viewed obliquely. However, the results obtained are accurate enough for analysis at the level employed below.

Table 2 gives the available data for worker and male larvae.

TABLE 2. — THE ANGLE OF TURNING BETWEEN SPINNING CYCLES

LARVA	NUMBER OF TURNS	MEAN TURNING ANGLE	RANGE OF TURNING ANGLES	DIRECTION ROUND LONG AXIS (head towards the observer)
—	—	—	—	—
<i>Worker</i>	27	55°	22-110°	Anti-clockwise
<i>Male A.</i>	106	66°	25-110°	Anti-clockwise and clockwise
<i>Male B.</i>	55	57°	25-95°	Clockwise

There is a wide range in the angle which the larva may turn through before beginning the next spinning cycle, both in worker and sexual larvae. The ranges and the mean values are similar for all larvae in these results; thus, it seems that the smaller worker larvae turn through just as great (or small) an angle as the larger sexual larvae. The mean turning angle lies in the range 55-60° so that approximately 5-6 spinning cycles are performed while turning through 360°. Since the range of values is so great it is possible that a distribution curve might show more than one peak, so that small angle turns might alternate with large angle turns. However, the histogram in Fig. 6 gives no support to this idea. It shows merely that the turning angle fluctuates within a fairly wide range but there is only one (flattened) peak. It seems probable that the larva has no very

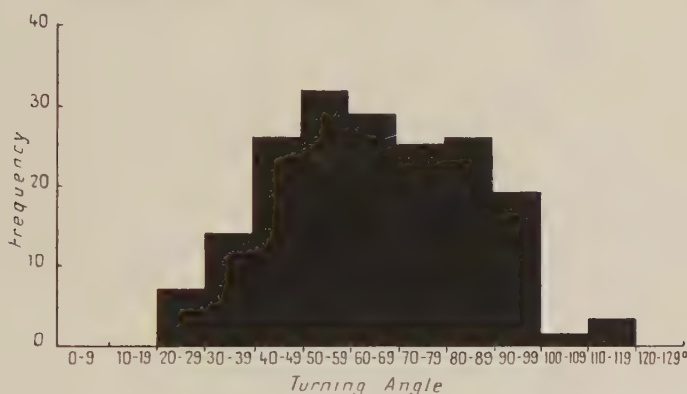
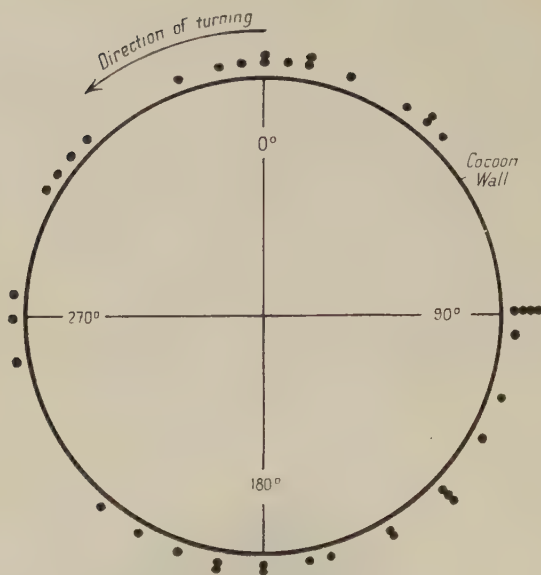


FIG. 6. — Frequency distribution of turning angles for all larvae.

accurate way of measuring the angle through which it turns. The size of the angle will undoubtedly vary with the vigour of the twisting movements and the extent to which it is able to brace itself against the side of the still flaccid cocoon wall. The wide variation may be merely the result of some twisting movements being more successful than others.

Direction of turning. — The direction of turning round the long axis seems to vary also. Looking down the long axis with the anterior end uppermost, the larva may twist either clockwise or anti-clockwise—see Table 2. Another male larva and another worker larva observed both turned anti-clockwise. In general, once the animal has started turning in one direction it continues to turn in this same direction; the original choice of direction may be a random one, however. Male B (Table 2) performed 40 cycles while twisting in a clockwise direction, then showed « looping-the-loop » behaviour and continued turning in a clockwise direction (thus, it was now moving round the cocoon circumference in the opposite direction). But male A (Table 2), having performed 41 cycles and turned in an anti-clockwise direction, changed to a clockwise direction

FIG. 7A. — *Male larva.*

● = spinning cycle.

FIG. 7 A-C. *Distribution of spinning cycles round the cocoon circumference in male larvae.*FIG. 7 B. — *Male larva.*

after "looping-the-loop" for a further 51 cycles. It then changed back to an anti-clockwise direction again.

The direction of turning does not seem to be important in the construction of the cocoon.

Distribution of spinning cycles round the cocoon circumference. —

Does the turning angle shown by the larva result in spinning cycles being evenly distributed round the cocoon circumference? Fig. 7 A-C are plots of the distribution of cycles for male larvæ. The long axis of the cocoon emerges vertically from the paper and the side of the cocoon uppermost to the observer is arbitrarily defined as 0°.

Fig. 7 A-B show successive periods of spinning on the two ends of the

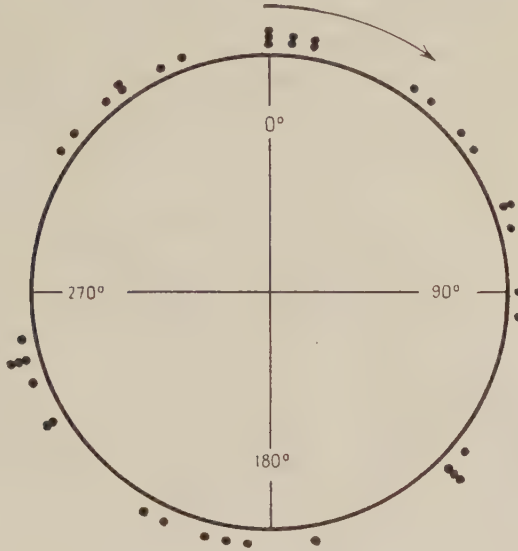


FIG. 7 C. — *Male larva.*

same cocoon, which were separated by "looping-the-loop" behaviour. The direction of turning was changed after "looping-the-loop".

The plots illustrate, despite some accumulation of cycles at particular angles, that the cycles are fairly evenly distributed round the cocoon circumference. Thus, the silk will be deposited evenly around the cocoon, as it must be if the cocoon is not to have points of weakness.

4° Discussion.

Even distribution of spinning cycles round the cocoon circumference might be achieved in a number of ways. Either variation of the turning angle over a relatively wide range or maintaining a suitable constant angle of turning might be used.

Part of the large variation in these results is due to the rather inaccurate method of measuring turning angles and it is interesting to speculate on what the effect of a relatively constant angle would be on cocoon spinning. Fig. 8 shows that a very even distribution of cycles round the circumference

would result from having a constant turning angle of 66° (the mean figure for male A). Only a half cocoon is shown. The concentric circles each represent movement of the larvae through 360° , and each arrow and dot represent a spinning cycle. The larva moves through 360° eleven times (see XI concentric circles) during the course of 60 spinning cycles (see arrows and numbers showing position and temporal relation of different cycles). During the course of 60 cycles no superimposition of cycles would occur, and, as can be seen from Fig. 8, the cycles are distributed evenly around the cocoon circumference— 6° apart. For more than 60 cycles, cycles begin to be superimposed on one another. But it is interesting to note that for a turning angle of, say, 60° direct superimposition of cycles would occur after only 6 spinning cycles and there would be wide gaps



FIG. 8. — Distribution of spinning cycles round the cocoon circumference for a turning angle of 66° .

round the circumference which would not be filled. Clearly, an angle such as 66° results in a more even distribution of silk over the cocoon surface than one, say, of 60° .

However, it seems more likely that even distribution of silk is achieved by wide variation in the turning angle, rather than by maintaining a relatively constant turning angle. It is difficult to see how the larva could measure off such an angle at all accurately.

Similarities exist between the cocoon spinning behaviour of the ant larva and that of the *Cecropia* silkworm larva (Van der Kloot and Williams, 1953). As in *Cecropia*, there are two mutually exclusive movement patterns—the bend/stretch and swing/recovery phases in *fusca*; the stretch-bend and swing-swing phases in *Cecropia*. However, the way they are integrated so that a cocoon is spun is quite different in the two species. Clearly, only a limited number of patterns of neuromuscular activity are available to these relatively simple larvae and these are utilised in rather

different ways by the two species. In the ant larva, these basic movements must be integrated with other less frequent movements, e.g. "looping-the-loop" and rigid stretch movements, if a complete cocoon is to be spun. It seems likely that the integration of these various complex movements is achieved through the interaction of both external and proprioceptive stimuli; the basic and inherent motor patterns may be modified and integrated by such stimuli.

Summary.

1. Incipient spinning movements occur some time before the larva is covered with rubble—cocoon construction cannot begin before the larva is covered.

2. Incipient and early spinning movements are relatively simple. They consist of a stretching and bending movement followed by a recovery movement.

3. "Looping-the-loop" behaviour results in the animal starting to work on the other end of the cocoon; the larva works on the two cocoon ends alternately.

4. The full spinning movements may be split into two phases—a bend/stretch phase and a swing/recovery phase. Together they constitute one spinning cycle. Movements in these two phases are complex and a relatively detailed analysis has been made.

5. Rigid stretch movements are a facultative component of the swing/recovery phase. They probably serve to hold the silk under tension while it hardens, so that the cocoon maintains its correct shape. The inclusion of rigid stretch movements in a spinning cycle increases the mean performance time.

6. Twisting movements follow each spinning cycle and turn the animal round in the cocoon, so that the next spinning cycle deposits silk on a different area of cocoon surface. The angle twisted through seems to vary within fairly wide limits, but the mean turning angles for the larvae observed lie in the range 55-66°. The direction of turning round the long axis may be clockwise or anti-clockwise.

7. Spinning cycles are fairly evenly distributed round the cocoon circumference. Methods of achieving this even distribution are discussed.

8. The ant larva is compared with the *Cecropia* silkworm larva.

Résumé.

1. Des premières tentatives de filage ont lieu un certain temps avant que la larve ne soit couverte de débris. La construction du cocon ne peut commencer que lorsque la larve est couverte.

2. Les premières tentatives de filage qui ont lieu tôt sont relativement

simples. Elles consistent en mouvement d'allongement et de courbure suivi d'un repos.

3. Le comportement consistant à « faire un tour sur soi-même » résulte du départ du travail de l'animal à l'autre extrémité du cocon ; la larve travaille successivement aux deux extrémités du cocon.

4. On peut diviser les mouvements de filage complets en deux phases — une phase où l'animal se courbe et s'allonge et une phase d'oscillation-repos. L'ensemble constitue un cycle de filage. Les mouvements au cours de ces deux phases sont complexes, et une analyse assez détaillée en a été faite.

5. Des mouvements rigides d'étirement constituent une partie facultative de la phase d'oscillation-repos. Ils servent probablement à maintenir la soie dans un état de tension pendant qu'elles se durcit, afin que le cocon conserve sa forme correcte. L'inclusion de mouvements rigides d'étirement dans un cycle de filage augmente la durée moyenne de l'opération.

6. Des mouvements de rotation suivent chaque cycle de filage ; ils produisent un retournement de l'animal dans son cocon, de sorte que le cycle suivant de filage dépose de la soie dans une région différente de la surface du cocon. L'angle de rotation semble varier entre des limites assez larges, mais les valeurs moyennes se situent entre 55° et 66° pour les larves observées. La rotation autour de l'axe longitudinal peut se faire soit dans le sens des aiguilles d'une montre, soit dans le sens opposé.

7. Les cycles de filage sont distribués de façon assez régulière à la circonférence du cocon. Les méthodes permettant de préciser cette distribution font l'objet d'une discussion.

8. La larve de la fourmi est comparée à la larve du ver à soie *Cecropia*.

Zusammenfassung.

1. Spinn-Bewegungen erscheinen schon einige Zeit bevor sich die Larven mit Debris bedecken. Kokonbau kann nicht begonnen werden, solange die Larven noch unbedeckt sind.

2. Die Bewegungen, die das Spinnen einleiten, sind relativ einfach. Sie bestehen aus Streckungen und Biegungen und darauf folgender Entspannung.

3. Das « looping » Verhalten entsteht indem das Tier an dem gegenüberliegenden Pol zu spinnen beginnt und abwechselnd an beiden Polen des Gespinsts arbeitet.

4. Die Spinn-Bewegungen können in 2 Phasen eingeteilt werden : a) Biegen und Strecken und b) Schwingen und Entspannen ; a) und b) stellen einen vollständigen Spinn-Zyklus dar. Die komplexen Bewegungen beider Phasen wurden einzeln analysiert.

5. Die steifen Streck-Bewegungen sind ein fakultativer Bestandteil der Phase b) ; wahrscheinlich dienen sie zur Befestigung der gespannten Seide vor deren Erhärtung. Auf diese Weise erhält das Gespinst seine normale

Form. Die steifen Streck-Bewegungen im Spinn-Zyklus verlängern die Zeitdauer dieser Phase.

6. Drehbewegungen erfolgen nach jedem Spinn-Zyklus, wodurch die Larven im Kokon umgedreht werden ; dadurch können sie im folgenden Zyklus Seide auf eine neue Fläche des Gespinsts abgeben. Der Drehwinkel variiert weitgehend, sein Mittelwert beträgt jedoch 55—66°. Die Drehrichtung um die Längsachse ist sowohl die des Uhrzeigers, wie auch umgekehrt.

7. Die Spinn-Zyklen sind ziemlich gleichmässig um die Gespinstperipherie verteilt. Die Methoden, mit deren Hilfe dies zustande gebracht wird, wurden diskutiert.

8. Die Spinnbewegungen der Ameisenlarve wurden mit denen der *Cecropia* Larve verglichen.

REFERENCES.

1927. DONISTHORPE (H. St. J. K.). — *British Ants*. London.
 1953. VAN DER KLOOT (W. G.), WILLIAMS (C. M.). — « Cocoon construction by the *Cecropia* silkworm ». (*Beh.* 5, 141).
 1910. WHEELER (W. M.). — *Ants*. New York.
-

Published in France.

Le Gérant : GEORGES MASSON.

Dépôt légal 1961 - 2^e trimestre - N^o d'ordre : 3443 - MASSON et C^{ie}, éditeurs, Paris.

Imprimé par l'Imp. CRÉTÉ Paris, Corbeil-Essonnes.
Dépôt légal 1961 - 2^e trimestre - N^o d'ordre : 2418.

NOTES POUR LES AUTEURS

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
- 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
- 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction.
- 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive, et leur étendue ne pourra pas dépasser 20 pages (28 lignes de 67 caractères par page) dactylographiées, illustration comprise.
- 5° Le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
- 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
- 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
- 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation : Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).
- 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées SANS DÉLAI au secrétaire : G. Richard, Laboratoire de Biologie Animale, Faculté des Sciences, RENNES (I.-et-V.) — France:

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

I. — *Publications périodiques.* — LE BULLETIN SIGNALÉTIQUE. — Le Centre de Documentation du C. N. R. S. publie un « Bulletin Signalétique » dans lequel sont signalés par de courts extraits classés par matières tous les travaux scientifiques, techniques et philosophiques publiés dans le monde entier. Abonnement annuel (y compris la Table générale des Auteurs).

2° *partie* (biologie, physiologie, zoologie, agriculture).

France : 120 NF. Étranger : 150 NF.

Tirage à part, 2° partie, Section XI (biologie animale, génétique, biologie végétale).

France : 61 NF. Étranger : 66 NF.

Section XII (agriculture, aliments et industries alimentaires).

France : 19 NF. Étranger : 24 NF.

Abonnement au Centre de Documentation du C. N. R. S., 16, rue Pierre-Curie, Paris (V^e). C. C. P. Paris 9131-62. Tél. : DANton 87-20.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE. — Revue trimestrielle publiée sous les auspices du « Comité des Archives de Zoologie expérimentale et générale ».

Prix de l'abonnement : France : 45 NF. Étranger : 50 NF.

Vente : Presses de la Cité, 116, rue du Bac, Paris (VI^e).

JOURNAL DES RECHERCHES DU C. N. R. S. — Publication trimestrielle.

Abonnement annuel (4 numéros) : France : 8 NF. Étranger : 10 NF.

Prix du numéro : France : 2,20 NF. Étranger : 2,75 NF.

Vente : Laboratoires de Bellevue, 1, place Aristide-Briand, Bellevue.

II. — *Ouvrages.* — Franklin PIERRE: *Écologie et Peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental*. 1 vol. in-8° raisin, de 332 pages et 16 planches, relié pleine toile jaune..... 32 NF.

III. — *Colloques internationaux.* — XXXIII : *Écologie*..... 27 NF.
XXXIV : *Structure et Physiologie des Sociétés animales*..... 25 NF.

Renseignements et Vente : Service des publications du C. N. R. S., 13, quai Anatole-France, Paris (VII^e). C. C. P. Paris 9061-11. Tél. : INV. 45-95.

SOMMAIRE

Sur les possibilités d'adaptation chez les Insectes Sociaux et spécialement chez l'abeille, par Rémy CHAUVIN	101
Rôle respectif des mâles et des femelles dans la formation des sexués néoténiques chez <i>Calotermes flavicollis</i> , par Pierre-P. GRASSÉ et Ch. NOIROT	109
Studies on the ecological distribution of ants in Sapporo and its vicinity (1 et 2), by Kazuo HAYASHIDA	125
Adoptions expérimentales de larves entre les fourmis de genres différents : <i>Leptothorax nylanderi</i> Förster et <i>Solenopsis fugax</i> Latreille, par Luc PLATEAUX	163
Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la fourmi : <i>Tapinoma erraticum</i> (Dolichoderidae), par Claude TOROSSIAN	171
Construction dirigée chez <i>Dolichovespula media</i> , par M. VUILLAUME et G. NAULLEAU	175
Spinning movements in the larvæ of the ant <i>Formica fusca</i> , by D. I. WALLIS	187